ZOOLOGICA.

Original-Abhandlungen

aus

dem Gesamtgebiete der Zoologie.

Herausgegeben

von

Prof. Dr. Carl Chun in Leipzig.

Heft 40 I.

Siebenzehnter Band.

Erste Lieferung.

Inhalt:

Otto L. zur Strassen: Geschichte der T-Riesen von Ascaris megalocephala. Teil I.

Mit 5 Tafeln und 12 Figuren im Text.

5951
.S897

STUTTGART.
Verlag von Erwin Nägele.
1903.

Smithsonian Institution
186993
JUL 1903
National Museum

ZOOLOGICA.

Original-Abhandlungen

aus

dem Gesamtgebiete der Zoologie.

Herausgegeben

von

Dr. Carl Chun in Leipzig.

Heft 40.

Die

Geschichte der T-Riesen von Ascaris megalocephala

als Grundlage zu einer Entwickelungsmechanik dieser Spezies

von

Otto zur Strassen.

Mit 5 Tafeln und 99 Textabbildungen.

STUTTGART.
E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung (E. Nägele).
1906.

QL
391
N4586X
Invert. Zool.

Die Geschichte der T-Riesen

von

Ascaris megalocephala

als

Grundlage zu einer Entwickelungsmechanik dieser Spezies

von

Otto zur Strassen.

Mit 5 Tafeln und 99 Textabbildungen.

STUTTGART.
E. Schweizerbartsche Verlagsbuchhandlung (E. Nägele).
1906.

Alle Rechte vorbehalten.

Druck von Carl Rembold, Heilbronn a. N.

Wilhelm Roux

gewidmet.

Einleitung.

1.

Ascaris megalocephala könnte ein klassisches Objekt der Entwickelungsmechanik sein. An äusseren Vorzügen: Leichtigkeit der Beschaffung und Verwendung ihrer Eier steht sie den vielbenutzten Lurchen und Echinodermen gewiss nicht nach, übertrifft sie aber darin, dass das Thatsächliche ihrer typischen Ontogenese von den Reifungs- und Befruchtungsvorgängen an bis hoch hinauf in die morphologische Differenzierung des Furchungsmaterials in weit grösserer Vollständigkeit als bei jenen — vor Allem durch Boveris Verdienst — bekannt geworden ist. Dazu kommt, dass in der Entwickelungsgeschichte des Pferdespulwurms besondere Züge enthalten sind, deren Gegenwart die Fragestellung erweitert und eine entsprechende Vielseitigkeit der vom Experiment zu gebenden Aufschlüsse erhoffen lässt. Ich denke hierbei an das Auftreten zweier spiegelbildlich gleichen Entwickelungstypen (zur Strassen; '96a), ferner an die wohlbekannte Zwiespältigkeit der Art in Bezug auf die Chromosomenzahl und vor allen Dingen an die von Boveri entdeckte sinnenfällige Scheidung der Keimbahn vom Soma durch Kerndiminution.

Wenn trotz alledem Ascaris megalocephala bisher kaum Verwendung zu entwickelungsmechanischen Versuchen gefunden hat, so liegt das daran, dass gerade die beliebtesten Experimente bei unserem Wurme nicht zu wiederholen sind. Man kann weder einzelne Blastomere töten, noch sie durch Schütteln isolieren, noch lässt sich durch Druck eine Deformation des Furchungskomplexes herbeiführen, die das Material in abnorme gegenseitige Lage bringt. Alles das wird durch die Festigkeit der engen kugelförmigen Schale unmöglich gemacht. Und bringt man diese Schale durch heftigen Druck zum Platzen, so sieht man den Inhalt bei der Berührung mit dem umgebenden Medium unweigerlich zu Grunde gehen.

So scheint es, als ob eine Reihe besonders wichtiger kausaler Fragen für Ascaris überhaupt nicht zu lösen wären. Ein eigentümlicher Umweg führt uns dennoch zum Ziel.

In früheren Arbeiten ('96b, '98) habe ich Ausführliches über die merkwürdigen, aus Verschmelzung von Einzeleiern hervorgegangenen Rieseneier von Ascaris und ihr Schicksal mitgeteilt. Ich zeigte, dass diese schon von Carnoy gesehenen, von Sala ('96) zuerst richtig

aufgefassten Gebilde einer Entwickelung fähig sind, und zwar unter Umständen — nämlich wenn ein Doppelei von einem einzigen Spermatosom befruchtet wurde und darum auch mit einem einzigen Centrosomenpaar in die Teilung tritt —, einer typischen Entwickelung. Die Ontogenesis solcher „echten Riesen" stellt in der That in allen wesentlichen Punkten das getreue, nur vergrösserte Abbild der normalen dar, von den ersten Teilungen und der Diminution der Kerne an bis zum endlichen Resultat, dem frei beweglichen Embryo von typischem Aufbau, aber doppelter Grösse. Und wir dürfen, denke ich, nicht zweifeln, dass der völligen Gleichheit des formalen Ablaufs eine Übereinstimmung der kausalen Verhältnisse innerhalb beider Entwickelungsformen entspricht.

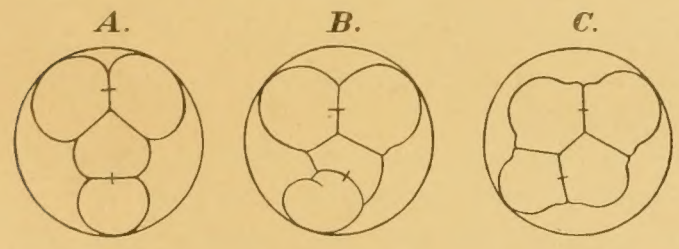
Wenn dies aber der Fall ist, so steht es uns offenbar frei, Erfahrungen, die an der einen Kategorie gewonnen werden, auf die andere zu übertragen, — an „echten Riesen" zu experimentieren, wenn wir ursächliche Beziehungen in der normalen Entwickelung von Ascaris erforschen möchten.

Nun zeigt es sich, dass die Riesenembryonen einer entwickelungsmechanischen Fragestellung gegenüber gar nicht so spröde sind. Nicht als ob ihre Schale weniger resistent wäre als die der normalen Eier, oder etwa sich ohne Gefahr für den lebendigen Inhalt entfernen liesse, — das nicht. Aber die Gestalt der Riesenschale ist nicht, wie dort, ausschliesslich die monotone kugelrunde, sondern sie zeigt aus Gründen, die in ihrer Entstehungsgeschichte liegen, eine reiche Musterkarte von Umrissen, die von der reinen Kugelgestalt durch ellipsoidal gestreckte Formen hindurch alle Übergänge zu tief sanduhrförmig eingeschnürten Doppelschalen enthalten kann. In dieser Auswahl aber bieten sich uns ganz von selbst solche Deformationen dar, wie sie künstlich herbeizuführen uns vielleicht wünschenswert erschien, um in den Entwickelungsgang des eingeschlossenen Embryo in bestimmter Weise einzugreifen.

Es lag natürlich nahe, hieraus Vorteil zu ziehen. Der Zufall experimentierte für mich, — ich suchte die für meine besonderen Zwecke geeigneten Riesen aus und beobachtete, was geschah. So verdanke ich es wieder der ausserordentlichen Gunst des Objektes, wenn ich im Folgenden über die Wirkung einer Verlagerung der Blastomere und über die Entwickelung isolierter Furchungszellen von Ascaris berichten kann.

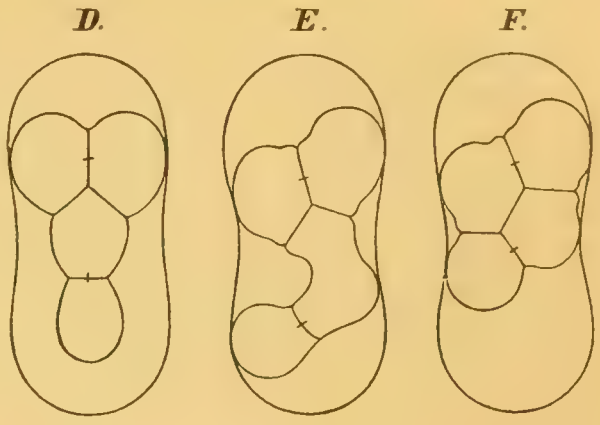
2.

Das vierzellige Stadium hat bei seiner ersten Entstehung die Form eines T (Fig. A). Dadurch, dass der senkrecht herabhängende Stamm eine Schwenkung ausführt, die seine unterste Zelle mit dem querliegenden Blastomerenpaar in Berührung bringt (Fig. B—C), wird das T-förmige in ein rhombisches Arrangement verwandelt, eine Bewegung, die im Raume einer kuglichen Schale — sei es normaler oder doppelter Grösse — ohne Hemmnis von statten geht.



Liegt aber ein vierzelliger „echter" Riese in einer langgestreckten, wohl gar in der Mitte ringförmig eingezogenen Schale, so wird derselbe bei dem Bestreben, sein unteres Zellenpaar

in Querstellung zu bringen, einem mehr oder minder erheblichen Widerstande begegnen (Fig. D—F). Und es ist überraschend, dass in solchen Fällen, selbst bei kräftig eingeschnürten Sanduhrschalen, dennoch das vorgeschriebene rhombische Arrangement der Zellen herbeigeführt werden kann, wie ich das früher ('98a) beschrieben habe.



Allein es lag die Vermutung nahe, dass es für die Fähigkeit der Riesen, den Typus durchzusetzen, eine Grenze geben werde. Vielleicht brauchte die Enge der Einschnürung nur um ein geringes bedeutender, oder der Embryo etwas weniger lebens- und entwickelungskräftig zu sein, so konnte dadurch die typische Orientierung zum Rhombus wohl vereitelt werden. Wenn dies wirklich geschah, und der Embryo sich dennoch fortentwickelte, so war die Aufgabe, das Furchungsmaterial künstlich durcheinander zu bringen, gelöst.

Ich suchte also nach echten Riesen mit möglichst stark eingeschnürter Doppelschale. Unter denen, die ich auswählte, gab es immer noch einige, die sich im kritischen Momente mit erstaunlicher Behendigkeit aus der Affaire zogen. Bei vielen anderen dieser Riesen aber trat wirklich ein, was ich erwartete. Sie machten eine Zeit lang ernstliche Versuche, ihre vier Furchungskugeln zum Rhombus zusammenzuschliessen, aber der Schalenengpass liess keine Zelle hindurch. Und als nach einiger Zeit der Furchungsprozess weiterschritt, knüpfte er — im Gegensatz zum typischen Geschehen — an das T-förmige Stadium an.

Später habe ich in besonders tief geschädigtem Materiale auch einige echte Riesen gefunden, bei denen genau dieselbe Wirkung nicht sowohl durch den Zwang einer eingeschnürten Schale, als vielmehr durch eigene Mattigkeit der Embryonen zustande kam, die es ihnen unmöglich machte, selbst in günstigen Raumverhältnissen die notwendigen Zellverschiebungen auszuführen.

Das so erhaltene Material von T-**Riesen**, wie ich sie vielleicht nennen darf, belief sich im Ganzen auf 36 Fälle. Durch Studium im Leben und Konservierung geeigneter Stadien lernte ich ihr ferneres Schicksal kennen und fand, dass das Endresultat stets ein atypisches war, dass aber je nach der grösseren oder geringeren Abweichung von der normalen Gesamtform sich ziemlich deutlich zwei Modalitäten der Entwickelung unterscheiden lassen. Bei den T-Riesen des ersten Typus erhält sich die im vierzelligen Stadium gesetzte Störung durch die ganze fernere Entwickelung in gleicher oder fast gleicher Intensität; es entstehen Gebilde, die man an ihrer gänzlich atypischen Gestalt auf den ersten Blick als monströs erkennt. Die T-Riesen des zweiten Typus dagegen erleiden nachträgliche Verschiebungen ihres Zellmaterials, die schliesslich — wenigstens in den Hauptzügen — zu einer Wiederherstellung des typischen Bauplanes führen können.

Es soll nun zunächst im Beschreibenden Teile dieser Arbeit das Schicksal ausgewählter T-Riesen beider Typen im Zusammenhang geschildert werden. Dazu füge ich noch

die Geschichte eines ungemein merkwürdigen Riesengebildes, bei welchem durch die Form der Schale eine vollständige Lostrennung der unteren von der oberen Keimeshälfte erzwungen wurde. Im Analytischen Teile ziehen wir sodann unter Verwendung des gesamten Thatsachenmateriales Folgerungen auf die Kausalität der Entwickelung von Ascaris. Einige daran anknüpfende weitergehende Betrachtungen enthält der Allgemeine Teil.

Im Folgenden wird selbstverständlich ein vielfaches Vergleichen mit der normalen Entwickelung notwendig sein. Ich habe dabei vor allem auf die grosse Arbeit Boveris ('99) als deskriptives Vorbild Bezug genommen, auch seine Bezeichnungsweise der Furchungszellen und auf den Tafeln die von ihm eingeführte Farbenunterscheidung in Anwendung gebracht. Es wäre also gut, wenn ein Leser meiner Abhandlung das Boverische Werk gleichzeitig benutzen wollte. — Doch konnte ich an verschiedenen Stellen nicht umhin, auch Text und Abbildungen meiner eigenen deskriptiven Ascaris-Arbeit ('96a) heranzuziehen.

BESCHREIBENDER TEIL.

I.

Erster Typus der T-Riesen-Entwickelung.

A. Geschichte eines lebendigen Riesen.

(Tafel I, Fig. 1—11.)

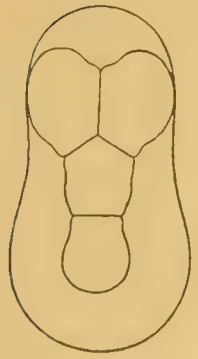
1.

Der Riese, den ich zum Paradigma des ersten Entwickelungstypus wähle, stammte aus einer Ascaris, die, ohne einer Kältewirkung ausgesetzt gewesen zu sein, zahlreiche Doppeleier und andere Monstrositäten lieferte, und zwar, wie das gelegentlich vorkommt, nur in der einen Hälfte ihres Uterus.

Nachdem der Riese die ersten Stufen seiner Entwickelung normal durchlaufen hatte, geriet er beim Eintritt in das vierzellige Stadium in Konflikt mit der Schale. Diese war in der Mitte ziemlich tief eingeschnürt, am einen Ende aussergewöhnlich eng. Und da der Embryo zu allem Unglück gerade mit seinem oberen, quergestellten Zellenpaare in den engen Abschnitt des Gehäuses zu liegen kam, so wurden diese beiden Zellen schon bei ihrer Entstehung bedeutend zusammengepresst. Dadurch gewann das vierzellige Gebilde sogleich eine Gestalt, die weniger einem T, als einem plumpen Hammer ähnlich sah.

Nun folgte, wie immer, die gegenseitige Abplattung der Furchungszellen. Die beiden oberen nahmen die typische rundliche Ruheform an, so gut es in ihren bedrängten Verhältnissen eben ging, während das untere Paar (EMSt und P_2) zum Schauplatz einer Reihe von auffallenden Vorgängen wurde, die das Gesamtbild noch atypischer erscheinen liessen als bisher. Diese beiden Zellen streckten sich nämlich in der Axenrichtung lang und immer länger, — schliesslich so weit, dass das untere Ende des Embryo mit der Schale in Berührung kam (Tafel I, Fig. 1). Dabei veränderten sie in seltsamer Weise ihre Gestalt und innere Beschaffenheit. An den Berührungsflächen schnürten sich dicke, wulstige Platten gegen ihre Zellkörper ab, gleich Saugnäpfen. Und im Inneren der Zellen wurde das Plasma scharf in zweierlei Substanzen getrennt, eine sehr dunkle, dotterreiche und eine glasartig helle; was dem Embryo ein sonderbar scheckiges, krankhaftes Aussehen gab.

G.



Form des Riesen in der Ruheperiode.

Unter stetem aber langsamem Wechsel ihrer Form und Plasmaverteilung begannen jetzt die beiden unteren Zellen sich schräg gegen das obere Paar zu verschieben, — ein Zeichen, dass das Streben nach rhombischer Orientierung in ihnen lebendig geworden war. Ob nun aber die Energie, mit der das untere Ende des Stammes an die Schalenwand angestemmt wurde, eine grössere Verschiebung der Zelle P_2 unmöglich machte, oder ob die selbstordnende Kraft des Riesen eine allzu geringe war, — jedenfalls geriet die Arbeit über eine ganz geringe Neigung des T-Stammes nicht hinaus. Und als, wie in der normalen Ontogenesis, nach einigen Stunden die Ruhe wiederkehrte, da war die T-Form definitiv geworden. Die unteren Zellen

erhielten gleich dem oberen Paare eine rundlich gedrungene Gestalt (Fig. G), wobei die Zelle P_2, die vorhin die Schalenwand berührt hatte, weit von derselben zurückgezogen wurde; der dunkle Dotter verteilte sich gleichmässig im Protoplasma, so dass das scheckige Aussehen verschwand; überall wurden die Kerne erkennbar. An der T-Figur aber war die leichte Schiefstellung des herabhängenden Stammes, von der ich oben sprach, spurlos ausgeglichen worden. In diesem Zustande verblieb der Embryo geraume Zeit.

2.

Es scheint auf den ersten Blick, als wenn der Ablauf einer missglückten Orientierung, wie ich ihn hier geschildert habe, — und ähnlich spielen sich diese Vorgänge immer ab —, in vielen Einzelheiten von der normalen Entwickelung sehr verschieden wäre. Das ist jedoch gar nicht der Fall. Wer sich die Mühe geben will, in meiner deskriptiven Arbeit die Beschreibung der betreffenden Stadien nachzulesen ('96a, p. 34—36), wird finden, dass auch dort schon von einer Längsstreckung der unteren Blastomere, von dicken Saugwülsten, die diesen Zellen den Umriss von Blutegeln geben, von der Scheidung heller und dunkler Plasmasubstanz die Rede war. Und Schritt für Schritt durchgeführt, zeigt der Vergleich, dass in der Orientierungsperiode unseres T-Riesen jede Zelle eigentlich nur das geleistet hat, was in der normalen Entwickelung ihre programmmässige Aufgabe gewesen wäre, und in derselben zeitlichen Reihenfolge. Nur dass eben die Konfiguration des Ganzen verändert war, und dadurch der fremdartige Eindruck hervorgerufen wurde.

Hierbei ist es von eigentümlichem Interesse zu sehen, dass gerade die Gewissenhaftigkeit, mit der die einzelne Zelle ihr Programm erledigt, zu der Klippe wird, an der die Orientierung scheitert. Wenn ein T-förmiger Embryo in normaler kugelrunder Schale sein unteres Blastomerenpaar in die Länge streckt, so ist das zweckmässig. Denn mit der Verlängerung ist in dem engen Raume notwendig ein Ausweichen aus der T-Ebene verbunden: dadurch wird nicht nur Spielraum geschaffen für den nachfolgenden Schwenkungsvorgang, sondern die unterste Zelle dem oberen Paare, mit dem sie sich verbinden soll, sogar unmittelbar näher gebracht. (Vergl. Fig. B., p. 2.) Es ist aber andrerseits klar, dass ein Riese in einer Sanduhrschale, der sich ebenso verhält, gar nichts unvernünftigeres beginnen könnte. Streckt er seine unteren Blastomere widerstandslos in den Raum seines langen Gehäuses hinein, so werden sie von dem Orte ihrer Bestimmung, statt ihm näher zu kommen, ja immer weiter entfernt, die Rückkehr durch den Engpass behufs rhombischer Orientierung wird immer schwieriger. Die unterste Zelle bleibt schliesslich in einer Falle gefangen, in die sie ganz überflüssiger Weise, wenn auch in bester Absicht hineingegangen war. — Auch eine Teleologie der Entwickelung!

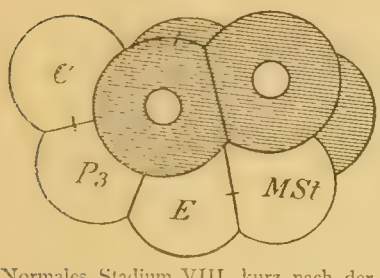
Noch zu einer zweiten Bemerkung giebt die Geschichte unseres T-Riesen Gelegenheit. Die früher bekannt gewordenen Thatsachen hatten den Schluss gestattet, dass im vierzelligen Stadium eine aktive Tendenz, das T zum Rhombus umzuordnen, überhaupt vorhanden sei; ferner vermochten wir den Zeitpunkt anzugeben, an welchem jene Tendenz zu wirken beginnt. Wann aber die ordnende Thätigkeit der Zellen ihr Ende findet, darüber wussten wir nichts. Man konnte ja z. B. denken, dass eine attraktive Wirkung zwischen den in Kontakt tretenden Zellen P_2 und B auch nach Erreichung des Zieles noch fortbestände. Aus dem Verhalten des Riesen — und ich füge hinzu: ebenso auch aller seiner Gefährten — geht aber jetzt mit Bestimmtheit hervor, dass diese Tendenz nur während der eigentlichen Orientierungs-

periode vorhanden ist, beim Eintritt der Ruhe aber erlischt. Wie wir gesehen haben, dauerte die Streckung der unteren Blastomere, die das Missglücken der Orientierung verschuldet hatte, nur eine gewisse Zeit; ebenso lange quälte sich der Embryo mit seinen Verschiebungsversuchen. Als aber darauf das Zellmaterial zur Ruheform überging, der eben noch hilflos festgeklemmte Embryo sich stark verkürzte und dadurch völlige Bewegungsfreiheit für seine unteren Zellen erhielt; als somit die früher angestrebte Orientierung gar nicht mehr schwierig schien, — da machte unser Riese von der sich bietenden Chance keinerlei Gebrauch. Die geringe, vorher schon erreichte Schiefstellung glich sich sogar noch aus, und dabei blieb es. Gleich als wenn der Riese, nachdem sein Orientierungsversuch verhindert worden war, nun selbst alle Lust dazu verloren hätte.

3.

Am andern Morgen fand ich meinen Riesen mitten in einer neuen Klüftungsperiode (Taf. I, Fig. 2). Die beiden oberen, ektodermalen Zellen A und B hatten sich eben durchgeschnürt, und zwar ganz typisch, nämlich zu gleicher Zeit und mit horizontaler Spindelstellung. Aber wie sahen sie aus! Infolge der Engigkeit der Schale waren alle vier jungen Zellen quer zur Spindelrichtung in die Länge gezogen, etwa zur Form von aufrecht stehenden Kaffeebohnen, und da hierbei die Dotterkörnchen sämtlich an die Peripherie gedrängt worden waren, so erschien jede Zelle — von der Fläche gesehen — wie eine glashelle Scheibe mit dunklem Rand. Eine Stunde später hatte sich die Form und innere Beschaffenheit der ektodermalen Zellen weiterhin zum Schlimmen verändert (Taf. I, Fig. 3), und zwar in solchem Grade, dass ich an ihrem Zugrundegehen nicht mehr zweifelte, oder vielmehr glaubte, sie seien schon tot. Ich freute mich darüber, denn ich bildete mir ein, die längst gewünschte Versuchsanordnung in Händen zu haben, die über das Schicksal des Keimes nach Abtötung seiner einen Hälfte Auskunft geben sollte, und nahm deshalb den bedrängten Riesen mit besonderem Interesse aufs Korn. Aber das ektodermale Quartett war durchaus nicht gestorben. Es fand vielmehr im Laufe der nächsten Stunden Gelegenheit, sich aus der Zwangsjacke dadurch zu befreien, dass seine Zellenpaare aus ihrer anfänglich queren Stellung in eine bedeutend geneigte übergingen (Taf. I, Fig. 4). So gewannen die Zellen Raum zu freier Ausdehnung und sahen einen Tag später ebenso gesund aus, wie irgend andere. Sie hörten auch keineswegs auf, sich zu teilen, sondern lieferten mit der Zeit, als wäre nichts geschehen, eine zahlreiche Nachkommenschaft.

H.



Normales Stadium VIII, kurz nach der Klüftung. Das Ektoderm ist schraffiert.

Mittlerweile war auch die untere Blastomerengruppe mit ihrer neuen Klüftung fertig geworden, und hier geschahen Dinge, die unseres besonderen Interesses würdig sind. Die Spindelstellung der beiden Zellen war nicht die deskriptiv-typische.

In der normalen Entwickelung teilen sich die Zellen EMSt und P_2 transversal. Die Spindeln liegen bei ihrer Bildung ungefähr wagerecht, und es entsteht eine gerade oder leicht nach oben gekrümmte Reihe von vier hintereinander liegenden Zellen, die sämtlich mit dem Ektoderm in Berührung sind (Fig. H).

Bei unserem Riesen dagegen stellten sich die Spindeln in beiden Zellen vertikal; die jungen Blastomere lagen untereinander. Da aber das Mutterzellenpaar selbst nicht horizontal — wie typisch —, sondern senkrecht gelagert war, so ging natürlich auch hier aus der Klüftung eine viergliedrige Reihe hervor, eine Reihe aber, von der nur das oberste Glied (MSt) Fühlung mit der Ektodermgruppe besass. Die neu geklüftete Ventralreihe ragte unter solchen Umständen als eine lange Säule frei in den unteren Schalenraum (Taf. I, Fig. 3). — Auf eine Erörterung dieser Thatsache haben wir erst im Analytischen Teile einzugehen. Hier aber sei noch bemerkt, dass die überwiegende Mehrzahl aller Riesen genau die gleiche Spindelstellung der Zellen P_2 und EMSt erkennen liess.

Uebrigens war gerade bei unserem Musterriesen die Bildung der gestreckten ventralen Säule nicht ganz so charakteristisch ausgeprägt, als sonst. Infolge einer an sich bedeutungslosen Ungleichzeitigkeit der Teilung geschah es nämlich, dass, ehe noch die viergliedrige Reihe fertig ausgebildet war, an ihrem unteren Ende ein merkwürdiges und, wie sich herausstellte, für alle Riesen typisches Ereignis vorzeitig in Szene ging, durch welches die säulenförmige Gestalt der Gruppe verändert wurde. Es geschah folgendes: Einige Stunden nach ihrer Entstehung begannen die beiden untersten Zellen P_3 und C eine Form und innere Beschaffenheit anzunehmen, die auf das lebhafteste an das Verhalten der ventralen Zellen eines in Orientierung begriffenen Stadiums IV erinnerte (Taf. I, Fig. 2, 3). Beide Blastomere streckten sich in die Länge, besonders aber das obere von ihnen; gleichzeitig veränderte sich die Verteilung ihrer Dottersubstanz. Darauf krümmte sich die Zelle P3 (weiss), die sich nach oben und unten mit breiten, wulstig abgeschnürten Flächen angeheftet hatte, so energisch in ihrem Mittelteile, dass ihre ursprünglich untere Kontaktfacette zuletzt rechtwinklig zur oberen stand. Dadurch war die an ihrem Ende befestigte und, wie es schien, mehr passiv transportierte „Schwanzzelle" weit nach oben hin verschoben worden. Sie berührte schliesslich die Urzelle des Entoderms (E, hellblau), ja sie glitt sogar ein Stück weit auf jene hinüber, so dass nun nicht mehr sie, sondern ihre Schwester, die Keimbahnzelle P_3, an das Ende des ganzen Zellkomplexes zu liegen kam (Taf. I, Fig. 4). In dieser Situation erhielten darauf die Zellen die Ruheform.

Es muss noch hervorgehoben werden, dass die Bewegung nach derselben Seite gerichtet war, nach der im Stadium IV der T-Stamm vergeblich emporzusteigen versucht hatte, d. h. nach der „Schwanzseite"; und zweitens, dass der ganze Vorgang incl. der endgiltigen Anordnung sich streng an eine einzige Ebene hielt.

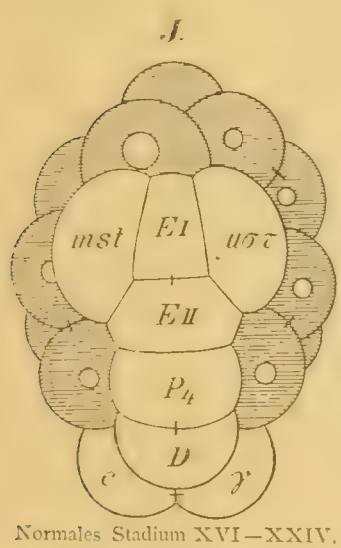
Was hatte nun dieses Ereignis zu bedeuten? Dass es sich nicht um einfach mechanisches Zusammengleiten unter dem Drucke der Oberflächenspannung handeln konnte, ging hier wie auch in den übrigen Fällen aus dem Verhalten der Zelle P_3 deutlich hervor. Also eine aktive, physiologische Leistung der beteiligten Zellen! Von einer solchen aber war für die normale Entwickelung bisher nichts bekannt. In meiner deskriptiven Arbeit ist zwar davon die Rede, dass die Schwanzzelle zu einer bestimmten Zeit infolge einer „sprenkelförmigen Krümmung" der ventralen Reihe hoch auf den Rücken hinaufgelangt, aber ich meinte damals, diese Ortsveränderung sei eine passive Folge anderer Umlagerungen innerhalb des Zellkomplexes. Auch Zoja ('96) und Boveri fanden in dem Verhalten der Blastomere nichts auffallendes. — Nun gut, so lehrt uns eben jetzt die Geschichte der T-Riesen, dass in der normalen Ontogenesis die Schwanzzelle nicht rein mechanisch in ihre dorsale Lage gleitet, sondern von

der sich streckenden und krümmenden Zelle P_3 aktiv hinaufgeschoben wird. Unsere T-Riesen wiederholen mit der seltsamen Umordnung ihres kaudalen Endes offenbar eine Nummer des vorgeschriebenen Programms; wozu ja auch vortrefflich passt, dass die Krümmung kaudalwärts gerichtet ist, und — wie im normalen — in einer einzigen Ebene vor sich geht.

Das Originelle ist nur, dass es des Umweges über die T-Riesen bedurfte, um die Aktivität des Vorganges überhaupt aufzudecken. Zur Entschuldigung der deskriptiven Untersucher führe ich an, dass im normalen Zusammenhange bei ausgedehnter Berührung mit den benachbarten Zellen der ganze Prozess viel von seiner Auffälligkeit verliert. Bei den T-Riesen aber erfolgt die Formveränderung gleichsam à jour und konnte nicht übersehen werden.

4.

Mein T-Riese entwickelte sich weiter. Im Bereiche der unteren Familie wurde die Ebene, in der die vier Zellen sich geordnet hatten, auch bei den nächstfolgenden Teilungen als eine Art partieller Medianebene anerkannt. Denn ganz wie im Typus stellten sich die Spindeln der Urdarmzelle E und der Zelle P_3 in jene Ebene ein, andrerseits die von MSt und der Schwanzzelle senkrecht zu ihr (Taf. I. Fig. 5—7). So ergab sich für die frisch geklüftete Gruppe ein eigentümlich regelmässiges, bilaterales Gefüge, dem des typischen Zustandes ähnlich (vgl. Fig. J), obwohl die Lagebeziehung zum Ektoderm weit davon verschieden war. Und diese charakteristische Anordnung der Zellen blieb, besonders im hinteren Abschnitte der Gruppe, durch viele Stunden mit einer Beharrlichkeit erhalten, die zu denken gab.



Normales Stadium XVI—XXIV.
Das Ektoderm ist schraffiert.

Mit der abermaligen Klüftung aber verschwand die Bilateralität, und es entwickelte sich in unregelmässigem Rhythmus eine kompakte Masse dunkler, dotterreicher Zellen (Taf. I. Fig. 10, 11). Normalerweise verhält sich die ventrale Gruppe ebenso. Danach konnte man zum mindesten behaupten, dass bei unserem Riesen der Entwickelungscharakter dieser Gruppe auch fernerhin typisch blieb, wenn es auch nicht mehr möglich war, die Geschehnisse auf das normale Schema im einzelnen zurückzuführen. Schliesslich traten am Hinterende hellere Zellen auf, vermutlich das „sekundäre Ektoderm", — und die ganze solide Masse verlängerte sich und wurde unregelmässig gekrümmt.

Inzwischen war aus der oberen Zellengruppe in regelmässig fortschreitenden Perioden ein Aggregat von lauter gleich grossen, hellen Furchungskugeln hervorgegangen, — allem Anschein nach dasselbe Zellmaterial, das in der normalen Entwickelung aus den Blastomeren A und B entsteht, also „primäres Ektoderm". — Freilich, was die Anordnung dieses vorschriftsmässig gelieferten Materiales betrifft, so stimmte dieselbe mit dem Typus keineswegs überein. Es war ja gewiss nicht zu erwarten, dass die genau normale Form der Ektodermhaube mit ihrem für jede Stufe charakteristischen Zellgefüge zur Ausbildung kommen würde; dazu war denn doch die Lagebeziehung zwischen dem Ektoderm des Riesen und seiner ventralen Gruppe allzu abnorm. Immerhin aber lag die Möglichkeit vor, dass von den so auffallenden aktiven Zellverschiebungen, aus denen in der normalen Entwicklung die typische Struktur des Ektoderms

hauptsächlich resultiert, die eine oder andere an unserem T-Riesen wiederkehren werde. Davon habe ich nichts bemerkt. Die Ektodermzellen des Riesen veränderten ihre Lage höchstens insofern, als sie nach Art von Seifenblasen die Stellung ihrer Kontaktfacetten mit dem Prinzip der kleinsten Flächen in Einklang brachten. Dementsprechend war die Struktur des Riesenektoderms auf jeder Stufe eine völlig atypische.

Um so auffallender ist es, dass diese selben Ektodermzellen, von denen, wie gesagt, keine einzige an ihrer richtigen Stelle lag, dennoch in einem sehr wesentlichen Punkte sich ganz genau so verhielten, wie das analoge Material der typischen Entwickelung. Sie bildeten nämlich nicht etwa, gleich der unteren Gruppe, einen soliden Zellenhaufen, — was man bei diesen verirrten Schäflein wohl begreiflich gefunden hätte; sondern sie ordneten sich mit der grössten Sauberkeit zu einem einschichtigen Epithel.

Als ihre Zahl auf acht herangewachsen war, ruhten die Ektodermzellen noch als ein dichtes, rundliches Aggregat am oberen Ende des Embryo (Taf. I, Fig. 7). Beim Übergang zur sechzehnzelligen Stufe aber wichen sie distalwärts auseinander, gleich als wenn jede von ihnen darauf bestände, an der Bildung der freien Oberfläche denselben Anteil zu nehmen wie die übrigen, und so verblieb im Zentrum ein schmaler hohler Raum, eine Art Furchungshöhle (Taf. I, Fig. 9). Freilich, mit dem Blastocoel der typischen Entwicklung, das doch durch fest geregelte Beziehungen zu Furchungskugeln beider Gruppen morphologisch charakterisiert wird, hatte der hier entstandene, ganz auf den vorderen Bereich des Embryo beschränkte und mit Ausnahme seines untersten Endes ausschliesslich vom Ektoderm begrenzte Hohlraum wenig Ähnlichkeit.

Bei fortschreitender Klüftung des Zellmaterials verdünnte sich das Epithel und erweiterte sich der Hohlraum, bis schliesslich eine ansehnliche, helle Blase mit glatten Wänden zustande kam, die unter Bildung einer scharf markierten, fast geradlinigen Grenze mit der kompakten dunklen Masse der ventralen Zellen zusammenstiess (Taf. I, Fig. 10, 11).

Ich habe den Riesen auf dieser Stufe behufs genauerer Analyse seines Zellmaterials getötet und gefärbt; wir werden in kurzem nochmals auf ihn zu sprechen kommen. An andern T-Riesen, deren Geschichte bis dahin fast ebenso verlaufen war, beobachtete ich bezüglich der ferneren Schicksale folgendes. Je weiter die Entwickelung fortschritt, desto mehr entfernten sich die Riesen von der Gesamtform eines normalen Embryo. Die ektodermale Blase wurde an einigen Stellen, vornehmlich am oberen Ende, mehrschichtig und dick, der Umriss des inneren Hohlraumes immer unregelmässiger, zuletzt vielfach gefaltet, und nachdem auch die dotterreiche untere Gruppe sich in der mannigfachsten Weise verkrümmt und eingeschnürt hatte, sind sie allemal unter körnigem Zerfall zu Grunde gegangen.

B. Beschreibung konservierter Riesen.

(Tafel II, Fig. 13—18 und Tafel I, Fig. 12.)

Es hat sich bisher mit einiger Deutlichkeit herausgestellt, dass die T-Riesen trotz der tiefgreifenden Störung ihrer Konfiguration recht wohl imstande sind, mancherlei Züge der typischen Entwickelung vorschriftsmässig zu reproduzieren.

Insbesondere scheint die prospektive Bedeutung einzelner Furchungszellen nicht geändert zu sein. Das obere Blastomerenpaar unseres Musterriesen hat zweifellos „primäres Ektoderm“

geliefert, das unter eine Zellenmasse, die durch ihre erste Entwickelung wie durch ihr späteres Aussehen wenigstens die Vermutung rechtfertigte, dass alle jene Organanlagen, die normalerweise aus der ventralen Keimeshälfte ihren Ursprung nehmen, in ihr enthalten seien.

Um nun über diese wichtige Angelegenheit, vor allem auch über die Frage, ob die Boverische Kerndiminution der Somazellen in der typischen Weise zur Ausführung kommt, Bestimmteres zu erfahren, betrachten wir noch eine kleine Reihe von T-Riesen, die ich auf verschiedenen Stufen ihrer Entwickelung konserviert und mit Säurekarmin gefärbt habe.

1.

Unser erstes Bild (Taf. II, Fig. 13) zeigt einen jungen T-Riesen von sieben Blastomeren. Seine morphologische Deutung ist leicht. Es kann zunächst keinem Zweifel unterliegen, dass die vier obersten (gelben) Zellen, da sie genau gleiche Kerne haben, gemeinsamer Abkunft sind. Ihre Lage und Grösse kennzeichnen diese Zellen als das Ektoderm. Demnach stellt der verbleibende Rest die Nachkommenschaft des ventralen im Stadium IV den senkrechten T-Stamm bildenden Zellenpaares dar. Die unterste, noch in der Mitose begriffene Zelle liefert offenbar P_3 und C; die beiden quer darüberliegenden Blastomere, die wiederum durch die Gleichheit ihrer Kerne ihre unmittelbare Verwandtschaft dokumentieren, können nur Töchter der früheren „Mittelzelle" sein, also die Zellen MSt und E.

Ein Umstand wäre vielleicht geeignet, uns an der letzteren Deutung irre zu machen: das Zellenpaar E und MSt liegt hier annähernd horizontal, und es ist höchst wahrscheinlich, dass auch die vorausgegangene Teilungsspindel die gleiche Stellung eingenommen hatte. Wir erinnern uns aber, dass bei unserm ersten Musterriesen die Spindel der Mittelzelle senkrecht stand, und wie wir damals hinzufügten, gilt das gleiche Verhalten überhaupt für die grosse Majorität. — Nun wohl, Fig. 13 stellt eine von den wenigen Ausnahmen dar und wird uns aus diesem Grunde im Analytischen Teile noch zu beschäftigen haben.

Also: der für dieses Stadium vorgeschriebene Zellenbestand ist da. Wie steht es nun mit der Diminution? Man sieht auf den ersten Blick, dass nur eine einzige Mitose dem Keimbahntypus gefolgt ist: die noch unvollendete der untersten Furchungskugel, was der typischen Vorschrift entspricht. Die Mittelzelle hat sich offenbar soeben unter Diminution geteilt, denn die Kerne ihrer beiden Töchter E und MSt sind kugelrunde Somakerne, und neben ihnen liegen im Plasma dicke, tief gefärbte Reste der abgestossenen Chromosomenenden. Gleichfalls somatisch sind die vier Kerne des Ektoderms. Allein hier zeigt das vollständige Fehlen von freien Chromatinbrocken, dass die Diminution bereits auf einer vorausgegangenen Teilungsstufe eingetreten ist. In beiden Fällen stimmt das Verhalten der Blastomere mit der Vorschrift überein.

Wir sehen also, dass der von uns betrachtete junge Riese, von der Verlagerung seiner Elemente abgesehen, typisch entwickelt ist. Und denken wir uns jetzt aus diesen selben sieben Furchungskugeln ein neues Gebilde, nun aber nach den bekannten Vorschriften des typischen Bauplanes zusammengesetzt, so erhalten wir einen Embryo, wie er gerade in dieser Form, mit dieser selben relativen Grösse und Beschaffenheit seiner Kerne unter den gleichaltrigen am allerhäufigsten gefunden wird. In Fig. 14 (Taf. II) habe ich die Zeichnung eines in solcher Weise rektifizierten Ideal-Embryo unserem T-Riesen an die Seite gestellt.

2.

Das zweite Objekt, dass wir betrachten wollen (Taf. II, Fig. 15), ist ein T-Riese von fünfzehn Blastomeren. Sein Ektoderm ist wiederum leicht an der Lage, Grösse und Gleichartigkeit seiner Elemente zu erkennen; es ist achtzellig und umschliesst bereits eine enge Furchungshöhle. Ventralwärts fügt sich zunächst eine Gruppe von drei Zellen an: davon die eine in Teilung; die beiden andern sind offenbar Geschwister und eben aus der Mitose hervorgegangen. Nach der ganzen Situation ist zweifellos,. dass diese drei Zellen die Nachkommen der früheren Mittelzelle sind, und wenn man dem zeitlichen Unterschiede, der in ihrer Klüftung hervortritt, trauen darf (vgl. zur Strassen '96a p. 50), so würde die noch in Mitose stehende Zelle als Urzelle des Entoderms, E, das junggeteilte Schwesternpaar als die symmetrische Anlage des Schlundes und Mesoderms (μστ und mst) zu bezeichnen sein.

Was unterhalb dieser Gruppe gelegen ist, stammt von der untersten Furchungskugel des Stadiums IV, resp. von deren Töchtern, der Keimbahnzelle P_3 und der „Schwanzzelle". Es handelt sich um vier unregelmässig geformte und gelagerte Blastomere, über deren paarweise Zusammengehörigkeit jedoch der Zustand ihrer Kerne sichere Auskunft giebt. Nun könnte man glauben, das etwas höher gelegene (hier rote) Paar sei aus der oberen von jenen beiden Töchtern, d. h. aus P_3 hervorgegangen, das andere aus der Schwanzzelle. Das war aber nicht der Fall, wie ich aus dem einfachen Grunde versichern kann, weil ich die Entwickelung dieses Riesen bis zu seinem gewaltsamen Tode kontrolliert hatte. Ich wusste, dass im vorausgegangenen Stadium die Schwanzzelle — gerade wie bei dem ersten Musterriesen — aus ihrer terminalen Lage emporgestiegen war, bis sie sich oberhalb von P_3 befand; dort hatte sie sich geteilt. Demnach müssen die beiden oberen Zellen der fraglichen Gruppe als Nachkommen der Schwanzzelle mit c und γ, das untere Paar als P_4 und D bezeichnet werden. P_4 ist die Urgenitalzelle.

Der T-Riese lehrt uns zunächst, dass die ventrale Zellfamilie nicht immer ein so regelmässig bilaterales Gefüge erkennen lässt, wie es bei unserem früheren Musterriesen zu beobachten war. Das Zellmaterial der Gruppe liegt diesmal arg durcheinander. In der That war, wie ich im Leben festgestellt hatte, schon auf der vorausgegangenen Stufe die reihenweise Anordnung der damals vorhandenen vier Zellen durch Zusammengleiten verloren gegangen.

Was nun die Diminution betrifft, so beweist der Zustand der Kerne, dass wiederum alles vorschriftsmässig verlaufen ist. Nur die Urgeschlechtszelle und ihre Schwester D enthalten noch Kerne vom Keimbahntypus. Die Schwanzzelle hat sich unter Diminution geteilt. In allen Blastomeren ist die Diminution der Kerne gleichfalls und zwar — wie sich aus der Blässe und Spärlichkeit der noch umherliegenden Chromatinbrocken schliessen lässt —, rechtzeitig eingetreten.

So sehen wir, dass auch diesmal wieder alle für ein solches Stadium vorgeschriebenen Zellen, in richtiger Reihenfolge und unter genauer Durchführung des Diminutionsprogramms entstanden sind. Die Lage der Zellen ist stark abnorm. Aber aus den gleichen Bausteinen vermöchten wir — wie Fig. 16 (Taf. II) veranschaulicht — einen neuen Embryo aufzuführen, dem an den typischen Charakteren auch nicht die kleinste Kleinigkeit mangeln würde.

3.

Unser drittes Stadium (Taf. II, Fig. 17 und 18) halte ich für besonders instruktiv. Es besteht aus zweiundfünfzig Blastomeren und war das vorgeschrittenste, bei dem mir — infolge einer überaus glücklichen Kombination ruhender und mitotischer Zustände seiner Furchungskugeln, die über die gruppenweise Zusammengehörigkeit nirgends einen Zweifel liess — es noch gelang, jede einzelne Zelle auf das normale Schema zurückzuführen.

Das ohne weiteres kenntliche Ektoderm ist zweiunddreissigzellig. Streng zu einem einschichtigen Epithel geordnet bauen die Blastomere eine hohe, gewölbte Haube auf, die an der einen Seite — nennen wir sie deshalb die vordere (Fig. 17) — in der Mitte des Embryo mit der unteren Gruppe zusammenstösst, hinten aber (Fig. 18) einen tiefer hinabreichenden Zipfel bildet. Der weite Innenraum der Blase ist leer. Nur ganz am unteren Ende nehmen ein paar Zellen der ventralen Gruppe an seiner Begrenzung beschränkten Anteil.

Nun aber gilt es, die bereits zwanzigzellige, darum auch recht komplizierte und, wie immer, zu einer soliden Masse zusammengedrängte untere Zellfamilie zu analysieren.

Bei der Betrachtung von der „vorderen“ Seite her (Fig. 17) sind wir zunächst nicht lange im Zweifel, wofür wir die viergliedrige Gruppe stattlicher (hier hellblau gehaltener) Furchungskugeln erklären sollen, die, zu einem Rhombus oder schon mehr einem schiefen Tetraëder geordnet, eine breite Verbindung bilden zwischen dem Ektoderm und dem verbreiterten Hinterteil. Ihre Zahl und Lage, vor allem aber die eigentümlich helle, fast homogene Beschaffenheit ihres Zellprotoplasma macht es unverkennbar, dass wir in dieser Gruppe die vierzellige Darmanlage vor uns haben.

Wenn man sich hiervon überzeugt hat, so ist es auch nicht mehr allzu schwierig, den morphologischen Wert einer Anzahl kleinerer, d. h. in der Klüftung weiter vorgeschrittener Furchungszellen (hier grün und lila) zu begreifen, von denen das Entoderm an seinem oberen Ende und in der linken Flanke begleitet wird. Diese Zellen sind in zwei Gruppen gesondert und ziemlich weit getrennt, die eine links vom Darm, die andere rechts. Beide sind ungleich in ihrer Konfiguration, aber sie stimmen darin überein, dass jede von ihnen erstens ein fertiges etwa senkrecht gelagertes Zellenpaar mit ganz kleinen, jungen Kernen enthält, und zweitens je eine Furchungskugel in vorgeschrittenem aber noch unvollendetem Teilungsstadium. Und nun die Deutung. Eines ist zunächst klar: dass nämlich diese ganze, zwischen Darmanlage und Ektoderm eingesprengte Kategorie von Zellen unter allen Umständen die Nachkommenschaft einer einzigen, gemeinsamen Urzelle umfassen muss; und diese Urzelle kann nur die Schwester der Urdarmzelle gewesen sein. Ferner besteht in Anbetracht der räumlichen Trennung der beiden kleinen Sondergruppen gar kein Zweifel, dass immer die Zellen einer solchen Gruppe unter sich verwandt sind, also je ein fertiges grünes Zellenpaar mit der ihr benachbarten violetten Furchungskugel. — Dann aber giebt es nur eine Deutung für den morphologischen Wert aller dieser Elemente. Die Schwester der Urdarmzelle ist MSt, die Stammzelle des Schlundes und des Mesoderms. Dieselbe teilt sich normalerweise in eine linke und eine rechte Hälfte, die sich bald darauf völlig voneinander zu trennen pflegen. Jede Hälfte liefert in der Reihenfolge von vorn nach hinten eine Urschlund- und eine Urmesodermzelle, und ganz konstant ist es die erstgenannte, die vor ihrer Schwester zur nächsten Klüftung schreitet. Wenn wir daraufhin die grünen, bereits durchgeschnürten Zellen als beiderseitige Stoma-

toblasten (st und στ), ihre violetten Begleiterinnen als Urmesodermzellen ansprechen, so ist diese unsere Deutung so zuverlässig, als handelte es sich um Bausteine eines normalen Embryo.

An diese ganze aus Mesoderm, Schlund und Darm bestehende mittlere Abteilung, die also die vollständige Nachkommenschaft der zweiten Ursomazelle (EMSt) in sich vereinigt, schliesst sich nach unten ein breiteres Konglomerat grosser und kleiner Furchungszellen. Es ist ohne weiteres klar, dass diese unterste Zellfamilie die Deszendenz der Schwester jener Ursomazelle, d. h. der im T-förmigen Vierzellenstadium untersten Furchungskugel P_2 enthalten muss.

Wir erkennen zunächst mit Leichtigkeit in dem weiss gehaltenen, ziemlich horizontal gelagerten Zellenpaare an der rechten Seite des Embryo die aus P_4 hervorgegangene zweizellige Genitalanlage[1]). Ihre Kerne tragen den echten Keimbahntypus und sind, wie immer bei Riesen, etwas grösser als die analogen Kerne der normalen Entwickelung.

Nun vermuten wir in unmittelbarer Nachbarschaft der Geschlechtsanlage die Deszendenten der vierten Ursomazelle D zu finden, die eine Schwester der Urgenitalzelle war. Als solche könnten zwei Paare grosser Furchungskugeln in Betracht gezogen werden, von denen das eine (braune) in inniger Berührung mit den Geschlechtszellen auf der Vorderseite des Embryo, das andere (rote) mehr abseits auf der Rückenseite gelegen ist. Die Entscheidung zwischen ihnen ist diesmal nicht ganz leicht. Man wird zwar in der genannten Situationsverschiedenheit — denn normalerweise befinden sich die D-zellen auf der Vorderseite — sowie in der ungleichen Berührung mit der Genitalanlage einen Fingerzeig zu Gunsten des vorn gelegenen Paares erblicken dürfen. Allein dies ist in Anbetracht der herrschenden Konfusion noch kein Beweis. Darum ziehen wir die Kernverhältnisse der vier Zellen zu Hilfe und finden folgendes. Das rückwärtige Paar enthält in seinem Plasma nur spärliche, blasse Spuren einer offenbar weit zurückliegenden Diminution. Andererseits lassen die dicken, tiefrot gefärbten Chromatinbrocken im Protoplasma beider vorderen Zellen keinen Zweifel, dass dieses Paar direkt aus einer Diminutionsteilung hervorgegangen ist. Demnach können nur die zwei vorderen Zellen als die von uns gesuchten Töchter der Ursomazelle D, als d und δ betrachtet werden.

So bleiben noch die beiden anderen grossen Furchungskugeln und auf der linken Seite des Embryo vier kleinere, über deren paarweise Zusammengehörigkeit die Spuren der eben vollendeten Mitose Auskunft geben, zur Deutung übrig. Eins ist nunmehr sicher: dass alle sechs Zellen Nachkommen der „Schwanzzelle“ C sein müssen, die im achtzelligen Stadium das Ende der vierzelligen Säule bildete. Wir erinnern uns, dass diese Schwanzzelle in der normalen Entwickelung sich symmetrisch teilt, und dass darauf durch transversale Mitosen eine vierzellige, quadratisch geordnete Gruppe zustande kommt (zur Strassen, '96 a. p. 75). Von diesen Zellen sind es fast regelmässig die am meisten dorsal gelegenen, die zuerst zur Teilung schreiten, und zwar ist ihre Mitose inaequal, derartig, dass die eine Tochterzelle doppelt so gross ausfällt als ihre Schwesterzelle. — Vergleichen wir nun mit diesem Schema den relativen Zustand der in Betracht kommenden sechs Zellen unseres Riesenembryo, so erblicken wir ohne Zögern

1) In der Deutung dieser Zellen besteht zwischen Boveri ('99) und mir ('95, '96 a) noch immer eine Differenz. Boveri hält die Töchter von P_4 noch nicht für die definitive Genitalanlage, sondern meint, dass die hintere von ihnen als letzte Ursomazelle aufzufassen sei. — Demnächst erscheint eine Arbeit von H. Müller, einem Schüler des Leipziger Instituts, durch welche die treitfrage im Sinne meiner Darstellung erledigt wird.

in den zwei grossen, augenscheinlich dicht vor der Mitose stehenden Furchungskugeln das noch ungeteilte ventrale Paar der quadratischen Schwanzzellengruppe (c II und γ II). Was noch übrig bleibt, stammt von den dorsalen Blastomeren ab, und siehe da: es sind durch inaequale Teilung zwei grössere und zwei kleinere Zellen gebildet worden, und deren Volumverhältnis ist, wie ein Blick auf Fig. 30 meiner Ascarisarbeit ('96 a) erkennen lässt, dem typischen gleich.

Mustern wir nun zum Schlusse noch den ganzen Embryo bezüglich des Zustandes seiner Kerne, so haben wir bereits festgestellt, dass nur die Geschlechtsanlage Keimbahnkerne besitzt, und dass bei der Mitose der letzten Ursomazelle D die Diminution der Chromosomen pünktlich in Szene gegangen ist. Sämtliche übrigen Kerne sind diminuiert. Und da die Zahl und Färbbarkeit der Schleifenreste in den einzelnen Gruppen je nach ihrer genealogischen Stufe immer geringer wird, so dürfen wir glauben, dass von keiner dieser Gruppen der für sie vorgeschriebene Diminutionstermin versäumt worden ist.

Was hat uns die Analyse dieses vorgeschrittenen T-Riesen gelehrt? Die Anordnung seines Zellmaterials — besonders der untersten Zellfamilie — ist regelloser denn je. Aber es fehlt an dem typischen Bestande der entsprechenden Entwickelungsstufe nicht eine Zelle. Weder der Rhythmus der Teilungen, noch die Inaequalität gewisser Mitosen zeigt sich verändert, noch die besondere plasmatische Beschaffenheit des Entoderms, und, was uns jetzt am meisten interessiert, der Diminutionsprozess ist bis an sein Ende, die Bildung der definitiven Geschlechtsanlage, in voller Regelmässigkeit durchgeführt worden.

Es ist diesmal ein wahres Vergnügen, aus der bunten Musterkarte vorhandener Zellen das Abbild eines vorschriftsmässigen Embryo zusammenzusetzen. Was wir erhalten (Taf. II, Fig. 19), stellt ein Gebilde dar, wie ich es genau so zu Dutzenden in Wirklichkeit gesehen habe.

4.

Der Vollständigkeit halber sei noch die Abbildung einer beträchtlich höheren Entwickelungsstufe mitgeteilt, — das Präparat desselben Riesen, der uns im Leben als Paradigma des ersten Typus gedient hatte und schliesslich, wie ich erwähnte, von mir getötet und technisch behandelt worden war (Taf. I, Fig. 12).

Wir sehen die ektodermale Blase immer noch leer, aber nach innen zu minder regelmässig begrenzt als früher, indem das Epithel an einigen Stellen beginnt, mehrschichtig zu werden. Gegen das Material der unteren Abteilung ist sie nicht überall deutlich abgegrenzt; ja es muss fraglich bleiben, ob nicht die kleinen, dichtgedrängten Zellen, die den Boden der Höhle bilden und in ihr Inneres gleichsam hineinzuwuchern scheinen, etwa Zellen des Mesoderms und des Stomatodäums sind, die sich zu dieser Zeit auch bei normalen Embryonen kaum noch von Ektodermzellen unterscheiden lassen.

Was sich nach unten anschliesst, ist ein unerfreuliches, nicht mehr im Einzelnen analysierbares Haufenwerk grosser und kleiner, heller und dunkler Furchungskugeln. Einige besitzen die homogene Beschaffenheit von Darmzellen, andere sind zu einer kurzen, kleinkernigen Reihe geordnet, die aussieht wie ein versprengtes Streifchen Mesoderm; manche sind in Teilung, hier und da liegen im Plasma Spuren abgeworfenen Chromatins. Zwei grosse Zellen, dicht aneinander gedrängt, enthalten Kerne vom Typus der Keimbahn; das müssen die Zellen der Genitalanlage sein. Alle übrigen Kerne des Embryo sind Somakerne.

II.

Zweiter Typus der T-Riesen-Entwickelung.

(Tafel III, Fig. 20—43.)

Die zweite Entwickelungsart der T-Riesen, bei welcher durch besondere Prozesse nachträglich einer Annäherung an die normale Gesamtform erreicht wird, ist unter dem von mir untersuchten Materiale sehr viel seltener aufgetreten als die erste. Doch genügt der eine, schöne Fall, den ich hier schildern will, vollauf, um das Wesen dieser Entwickelungsform klarzustellen. Seine Beschreibung soll eine ziemlich ausführliche sein; denn, wie man erfahren wird, spielen in den Erörterungen unseres Analytischen Teiles zahlreiche Einzelzüge aus der Geschichte dieses interessanten Riesen die allerbedeutsamste Rolle.

1.

Mein Riese stammt von einer grossen, gesunden Ascaris, die eine Nacht über bei ca. 0° im Freien gestanden hatte und nur sehr wenig Monstrositäten lieferte. Er war eingeschlossen in einer Sanduhrschale von etwas unregelmässiger Gestalt.

Als er das kritische Stadium IV erreicht hatte (Taf. III, Fig. 20), erging es ihm, wie allen T-Riesen. Die ventralen Zellen streckten sich, veränderten unaufhörlich ihre Form, die Dotterkörnchen in ihnen wanderten bald hierhin bald dorthin, und es gelang doch nicht, die unterste, an die Schalenwand angestemmte Zelle erheblich vom Fleck zu bringen. Nur darin unterschied sich der Riese von seinen Gefährten, dass sein Orientierungsversuch mit einem unverkennbar grösseren Energieaufwande in Szene ging. Da die Zelle P_2 nicht heraufkommen konnte, so neigte sich das obere Zellenpaar ihr ein Stück Wegs entgegen, und die mittlere Furchungskugel drängte, wie es schien, die an ihrem unteren Ende fixierte Schwester so kräftig nach der kaudalen Seite zu, dass der T-Stamm in dieser Richtung deutlich durchgebogen wurde (Fig. 21). Dabei nahm die mittlere Zelle eine sehr merkwürdige Beschaffenheit an. Sie machte einen gewaltigen Buckel, dessen Wölbung jedoch nicht rein kopfwärts, wie man in Anbetracht der Bewegungstendenz hätte erwarten können, sondern schräg nach links aus der Medianebene heraus gerichtet war.

Nun kam die Zeit der Ruhe. Unser Riese verkürzte seine ventralen Zellen, die Dotterkörnchen verteilten sich, die Kerne wurden sichtbar, wie sonst (Fig. 22). Eins aber war wiederum neu. Während ich bei allen anderen T-Riesen in der Ruhezeit ein vollkommenes Ausstrecken des T-Stammes beobachtet hatte, so dass der Embryo dieselbe rechtwinkelig-regelmässige Konfiguration erhielt, in die er aus der Klüftung hevorgegangen war, sah ich diesmal sowohl die gegenseitige Schiefstellung der beiden Zellenpaare, als auch den buckelförmigen Vorsprung an der linken Seite der Mittelzelle unvermindert fortbestehen. Sie verschwanden auch nicht, als der Embryo nach einiger Zeit aufs neue in Unruhe geriet, indem die Umrisse seiner ventralen Zellen sich wellenförmig veränderten, an der unteren sogar kleine helle, rasch wieder verschwindende Pseudopodion gebildet wurden (Fig. 23), — Vorgänge, die auch in der normalen Entwickelung oft zu beobachten sind.

Drei Stunden nachdem unser Riese in das Ruhestadium eingetreten war, verkündete zunehmendes Undeutlichwerden der Kerne und die völlige Abrundung aller Zellen (Fig. 24) das Nahen einer neuen Klüftungsperiode. Wie es im Normalen die Regel ist, machte das obere Paar den Anfang. Es lieferte durch gleichzeitige Mitose bei horizontaler, der Kontaktfläche des Paares parallel gerichteter Spindelstellung das typische Quadrat (Fig. 25). Fast unmittelbar danach begannen die beiden rechtsgelegenen Tochterzellen a und b — wieder ganz in der Weise des regelmässigen Programmes — nach rückwärts zu gleiten, die hintere etwas tiefer, die vordere höher, bis aus dem Quadrat ein schiefer Rhombus entstanden war.

Nun trat auch das ventrale Paar in die Mitose. Und es lag nach früherer Erfahrung nahe zu vermuten, dass aus der Furchung seiner Zellen eine senkrecht herabsteigende viergliedrige Reihe hervorgehen würde.

Dieser Erwartung entsprach in der That das Verhalten der untersten Furchungskugel P_2. Dieselbe lieferte durch Querteilung ein Zellenpaar P_3 und C, das allerdings nicht genau senkrecht stand, sondern entsprechend der Schiefstellung des früheren T-Stammes — ein wenig schräg nach rechts und hinten zeigte (Fig. 26). — Dabei bot sie infolge ihrer Kleinheit und günstigen Lage noch zu einer nicht uninteressanten, später mehrfach wiederholten Beobachtung Gelegenheit. Als die Mitose zu Ende ging, ragte die sich abschnürende äusserste Zelle so ganz frei und haltlos in den Schalenraum hinein, dass ich einen Augenblick fast besorgt war, sie möchte zuletzt noch herunterfallen, — allein diese Sorge war grundlos. Denn es zeigte sich, dass eine wirkliche Abschnürung überhaupt nicht zustande kam, indem im letzten Momente zwischen beiden Zellen eine schmale Brücke von dotterfreiem Plasma bestehen blieb (Fig. K—M). Diese war anfangs streifig, wurde aber bald völlig klar und hielt, obwohl immer schmäler werdend, die Verbindung aufrecht, bis die Zellen von selbst zu ausgedehnter Wiedervereinigung zusammenrückten. Die Brücke schien mir zum Schluss gerade doppelt so dick zu sein, als der helle Plasmasaum, der die körnige Substanz der Blastomere überall umhüllt, und ich zweifle nicht, dass beide in der That identisch sind. Jener Plasmasaum teilt sich also, wie es scheint, bei der Mitose — wenigstens gewisser Zellen — nicht mit, und die verbleibende Brücke stellt gleichsam den leeren Hals einer Börse dar, deren Inhalt in zwei Portionen auseinander geschoben wurde. — Es ist in neuerer Zeit mehrfach eine die Furchungszellen umhüllende und verbindende Zwischenschicht beschrieben (Herbst, Hammar, Andrews) oder aus theoretischen Gründen angenommen worden (Driesch, Child). Damit steht die hier beobachtete plasmatische Brücke in guter Übereinstimmung, und dass sie besonders mit den Verbindungssträngen, die Herbst zwischen Furchungskugeln von Echiniden in kalkfreiem Wasser auftreten sah, eine frappante Ähnlichkeit hat, liegt auf der Hand.

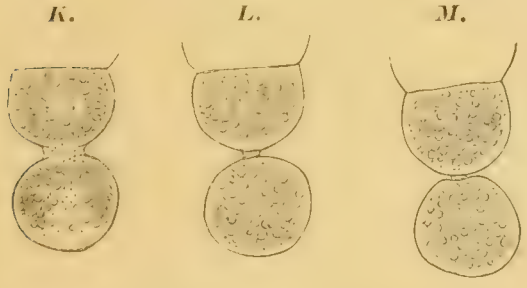


Fig. 10—12. Teilung der Zelle P2; nach dem Leben.

Die unterste Zelle des ventral gelegenen Paares hatte sich also in einer Richtung geteilt, die zwar vom Standpunkte der deskriptiv-normalen Entwickelung regelwidrig war, jedoch der bei T-Riesen üblichen Spindelrichtung vollkommen entsprach. Anders verhielt sich die Schwesterzelle EMSt. Ihre Teilung verdient in mehrfacher Hinsicht unser Interesse, und wird in einem Kapitel unseres Analytischen Abschnittes eine wichtige Rolle spielen.

Die Zelle EMSt stellte ihre Spindel horizontal, genauer: derjenigen Ebene parallel, die durch die Lage des jetzt etwas schief gewordenen ektodermalen Rhombus bezeichnet wurde, so dass ihre beiden Abkömmlinge (MSt und E) von Anfang an das Ektoderm berührten. Hiermit trat die Zelle in einen Gegensatz zur grossen Majorität der übrigen T-Riesen, bei denen, wie früher mitgeteilt wurde, auch EMSt in fast allen Fällen eine senkrechte Spindel zur Ausbildung bringt. — Andererseits stand die horizontale Mitose unserer Zelle und die daraus resultierende Berührung ihrer Töchter mit dem Ektoderm in Einklang mit Vorschriften der regelrechten Entwickelung.

Aber darum war die Teilung der Mittelzelle noch lange nicht absolut-normal. Denn wenn ihre Spindel auch die richtige Ebene aufgefunden hatte, so lag sie doch innerhalb dieser Ebene nicht vorschriftsmässig, sondern in seitlicher Richtung verdreht; und zwar belief sich der Fehler auf ungefähr einen rechten Winkel. Im frischgeklüfteten, typisch-normalen Stadium VIII liegt die ventrale Blastomerenreihe, also auch die Teilungsspindel von EMSt in der Medianebene, und diese schneidet zwischen je zwei Schwesterzellen des Ektoderms, also zwischen a und α, b und β hindurch. Bei unserem Riesen aber verhielt sich die Sache so, dass ein Ektodermzellenpaar sich links, das andere rechts von der Richtung der EMSt-Spindel befand, und die neugebildete „vorderste“ Zelle MSt schaute an der linken Seite des Ektoderms zwischen α und β heraus, statt zwischen a und α, wie es typisch gewesen wäre.

Diese auffallende und willkürliche Abweichung von der für die Mittelzelle vorgeschriebenen Teilungsweise kam gleichwohl nicht völlig ex improviso. Die hier gewählte Spindelstellung fiel in dieselbe Richtung, in der die Mittelzelle sich während der vorausgegangenen Orientierungsperiode so sonderbar buckelförmig aus der Medianebene herausgedrängt hatte, — eine Deformation, die in der folgenden Ruhezeit, wie erwähnt wurde, keineswegs ganz verschwand. Ob es sich hier um eine kausale oder etwa um eine zufällige Beziehung handelt, wird im Analytischen Teile zu erörtern sein. Jedenfalls aber hatten die damals geschaffenen Verhältnisse für das Ergebnis der jetzigen Klüftungsperiode eine wichtige Konsequenz. Ich hatte erwähnt, dass im ruhenden Stadium IV unseres Riesen der ganze T-Stamm, also auch die unterste Zelle P_2 etwas schief zur Medianebene stand. P_2 zeigte nach rechts und hinten in der Verlängerung derselben Richtung, in welcher ihre Schwester sich nach links und vorn hervorwölbte, und auch dieser Zustand bewährte sich als so dauerhaft, dass selbst nach der Teilung von P_2 deren beide Nachkommen P_3 und C sehr deutlich die gleiche Schiefstellung erkennen liessen. Da nun die Spindel von EMSt selbst nicht ganz genau horizontal, sondern ein bischen schräg gerichtet war (vgl. oben), so geschah es, dass aus der Klüftung der ventralen Gruppe trotz der „horizontalen“ und „vertikalen“ Teilung ihrer Komponenten nicht eine T-Figur, sondern — und damit stimmte der Embryo wieder mit einer typischen Vorschrift überein — eine vierzellige Reihe hervorging. Denn von den beiden Abkömmlingen der Mittelzelle stand von Anfang an nur die hintere, E, mit der Zelle P_3 in Zusammenhang.

Es ist schwer zu sagen, ob die hier geschilderte Klüftungsart der Zelle EMSt dem Typus näher kam, als es sonst bei T-Riesen geschieht, oder nicht. Sicher ist jedenfalls, dass die dabei erreichte Gesamtform der ventralen Gruppe aussergewöhnlich atypisch war. In der normalen Entwickelung sowohl, wie in der Regel bei T-Riesen entsteht die vierzellige Ventralreihe in genau linearer oder bereits dorsalwärts gekrümmter Anordnung. Und hier

bei unserem Embryo zeigte sich die Reihe um einen erheblichen Betrag ventralwärts eingeknickt. Allein dieser Zustand dauerte nicht lange.

Während die vier Zellen des Ektoderms, die längst in das Ruhestadium eingetreten waren, nunmehr zum ersten Male jene scharf umschriebenen, kugelrunden Kerne erhielten, aus denen auch im Leben die erfolgte Chromatindiminution ersichtlich wird, veränderte die ventrale Gruppe in sehr unerwarteter Weise durch Gleiten ihre Konfiguration. Es war, als wenn die geknickte Vierzellenreihe langsam ihr gebeugtes Haupt erhöbe, den ektodermalen Rhombus, der wie ein Hut darüber sass, gleichzeitig verschiebend (Taf. III, Fig. 28, 29; das Riesenei ist um 180° gedreht). So kam der Rhombus aus seiner anfänglich queren Stellung in eine Situation, in der seine Fläche der längsten Schalenaxe annähernd parallel lag. Die ventrale Reihe selbst aber war in eine gerade, vierzellige Säule verwandelt worden; d. h. der Fehler ihrer früheren Anordnung war im Sinne der typischen Vorschrift korrigiert!

Dabei berührte der Embryo, wie schon einmal in früherer Zeit, mit seinem letzten Ende jetzt wieder die Schalenwand, und zwar hauptsächlich deshalb, weil seine zweitunterste Zelle P_3 sich unter amöboider Gestaltveränderung auffallend in die Länge streckte, — ein Verhalten. das für uns nichts überraschendes hat. Offenbar war diese Furchungskugel an jener Stelle ihres Lebensprogrammes angelangt, wo sie in der normalen Entwickelung verpflichtet ist, die Schwanzzelle aktiv auf den Rücken hinaufzuschieben, und — wie bei allen T-Riesen — schickte sie sich an, in freilich sinnloser Weise zu tun, was ihres Amtes war.

Somit hatte unser Embryo die bei T-Riesen dieses Stadiums übliche Gesamtform jetzt annähernd erreicht. Nur insofern ging er noch eigene Wege, als sein ektodermaler Rhombus nicht, wie es sonst die Regel ist, nur mit der Zelle M St, sondern auch mit E in Berührung stand; sowie hauptsächlich darin, dass obere und untere Keimeshälfte bei ihm rechtwinkelig gegeneinander verschoben waren.

Dennoch war ich, als ich spät am Abend dieses Tages die Beobachtung unterbrach, der Überzeugung, dass mein Embryo sich nach dem gewöhnlichen Schema eines Riesen vom I. Typus fortentwickeln werde. Allein es kam anders.

2.

Am nächsten Morgen fand ich den Riesen, ohne dass etwa neue Teilungen eingetreten wären, doch recht verändert (Taf. III, Fig. 30).

Der ektodermale Rhombus war ganz herumgeschoben, so dass seine längste Diagonale nunmehr völlig in der Richtung der Schalenaxe lag, hatte aber sonst seine Gestalt bewahrt, höchstens mochte er um eine Kleinigkeit ebener als früher geworden sein. Übrigens erkannte man leicht, dass diese Lageveränderung des gesamten Ektoderms der Schale gegenüber nichts weiter war, als die mechanische Folge derjenigen Vorgänge, die über Nacht die Form der ventralen Gruppe und damit Konfiguration und Massenverteilung des ganzen Keimes in bedeutungsvoller Weise verwandelt hatten.

Die vier Zellen der unteren Gruppe hatten sich seit gestern stark zusammengezogen. Nicht nur war die frühere, besonders bei P_3 so auffallende Längsstreckung rückgängig gemacht, sondern es schien mir sogar, als wären die Zellen in derselben Axenrichtung ein wenig verkürzt, wie zusammengepresst, und ich erinnerte mich jetzt, an normalen Embryonen

eine ähnliche, scheibenartige Verkürzung der gleichen Zellen häufig gesehen zu haben. — Durch die allgemeine Kontraktion der ventralen Gruppe hatte sich zweierlei geändert: Erstens ihr Lageverhältnis zum Ektoderm, indem die früher freihängenden Endglieder der Säule, P_3 und C, jetzt dicht an den Rhombus herangezogen waren; und zweitens die räumliche Beziehung zwischen Schale und Embryo: der Keim, der gestern noch die ganze Länge beansprucht hatte, durchmass nun wieder kaum mehr als zwei Drittel seiner Doppelschale.

Ausser der Verkürzung aber wies die früher so schlanke und gerade Zellenreihe — besonders in ihrem kaudalen Abschnitte — noch ein starke Krümmung auf, und zwar in doppeltem Sinne. Zunächst hatte das Ende der Reihe sich dorsalwärts emporgebogen, wodurch ihr letztes Glied, die Schwanzzelle, in das Niveau des ektodermalen Rhombus befördert worden war. Es ist klar, dass dieser Vorgang an sich nichts neues enthielt. Bei allen T-Riesen biegt sich ja die Zelle P_3 zu einer bestimmten Zeit hakenförmig nach dem Rücken zu, und wir wissen jetzt, dass für die normale Entwickelung das gleiche Verhalten typisch ist. Aber das merkwürdige war, dass die Ventralreihe unseres Riesen neben der gewöhnlichen Dorsalkrümmung noch eine seitwärts gerichtete Verbiegung erlitten hatte: sah man von der Fläche des Ektoderms darauf, so bildete die untere Gruppe einen scharfen Bogen mit der Öffnung nach links. Das war etwas völlig neues und, wie ich mir sagen musste, abnormes. Denn weder gab es in der normalen Entwickelung für jenen Vorgang ein Analogon, noch war mir bei anderen T-Riesen jemals etwas ähnliches vor Augen gekommen, und ich gestehe, dass ich mich von meinem Musterriesen enttäuscht fühlte; nach seinem bisherigen guten Verhalten hatte ich ihm eine derartige Entgleisung nicht zugetraut.

Als ich die geschaffene Situation jedoch genauer betrachtete, erkannte ich, dass durch die improvisierte Seitwärtsbewegung der Schwanzzelle eigentlich kein weiterer Schaden entstanden war, — im Gegenteil!

Wäre die Schwanzzelle ohne seitliche Verbiegung an das Ektoderm herangerückt, so würde sie — falls sie das Ziel auf diesem Wege überhaupt erreichte — an der morphologisch rechten Seite des Rhombus auf die Bucht zwischen den Zellen a und b gestossen sein. Das war aber durchaus nicht die Stelle, wo sie programmmässig hingehörte. Wir wissen ja, dass die ganze untere Gruppe unseres Riesen um 90° gegen die obere verdreht lag. Sollte hier jemals ein wirklich typisches Stellungsverhältnis angebahnt werden (wobei die Schwanzzelle an das hintere Ende des Ektoderms zwischen die Schwesterzellen b und β zu liegen kommt), so gehörte dazu nicht weniger und nicht mehr, als eine von der Ventralreihe in toto auszuführende Viertelschwenkung nach links.

Aber hatte unser Embryo diese Forderung nicht schon zur Hälfte erfüllt? Seine Schwanzzelle hatte sich auf Grund der „abnormen" Verbiegung so weit nach der linken Seite zu gewendet, dass sie der kaudalen Spitze des Rhombus bereits unmittelbar gegenüber stand, und sie brauchte ihre Bewegung um dieses Vorgebirge herum nur fortzusetzen, so würde sie an der typischen Stelle zwischen b und β gelandet sein. — Stand der Riese im Begriff, zur absolut normalen Anordnung seiner Elemente überzugehen?

Es blieb leider unentschieden, ob eine Tendenz zu solcher Weiterwanderung und damit zur völligen Korrektur des früher Verfehlten in unserem Riesenkeime vorhanden war. Denn, falls sie etwa bestand, so wurde sie in diesem Augenblicke durch den Eintritt einer neuen Klüftungsperiode im Ektoderm für immer vereitelt.

Gerade diejenige ektodermale Furchungskugel b, die am Hinterende des Rhombus fast von der Schwanzzelle berührt wurde, machte den Anfang (Taf. III, Fig. 31). Sie furchte sich in solcher Weise, dass ihre Teilungsebene senkrecht auf die Schwanzzelle gerichtet war. So kam es, dass, als die jungen Tochterzellen den mechanischen Umständen gemäss etwas auseinanderrückten, die Schwanzzelle sich plötzlich — statt einer den Weg versperrenden Furchungskugel — einer tiefen Bresche gegenüber sah. In diese Bresche glitt sie bald darauf hinein. Und nun schien es als wäre die Schwanzzelle bestrebt — in Wahrheit war es wohl das Prinzip der kleinsten Flächen, das sie dazu zwang —, sich immer mehr in das in Klüftung begriffene Ektoderm hineinzugraben. Sie schob sich im Laufe einer Stunde wie ein Keil immer tiefer zwischen die beiden Töchter der Zelle b (Fig. 32), trennte sie schliesslich und trat, indem sie jene weit nach links und rechts auf die Flanken des Embryo auseinander trieb, in Kontakt mit einer Furchungskugel, die von der Zelle β stammte (Fig. 33).

Damit hatte sich eine vom Normalen abweichende Verteilung des Ektoderms vollzogen, die nun bestimmt auf keine Weise wieder gut zu machen war. Nach der typischen Vorschrift gehörten beide Töchter von b auf die rechte Seite der ventralen Zellenreihe, und einen Augenblick hatte das Zünglein der Wage geschwankt, ob dieser Zustand noch erreicht werden sollte, oder nicht. Jetzt war es damit vorbei. Zwar gelangte bI mit Thoresschluss noch auf die richtige Seite; im gleichen Momente aber wurde ihre Schwester bII unwiderruflich auf das jenseitige Gebiet verbannt.

Inzwischen waren, wie schon erwähnt, auch die drei anderen Zellen des Ektoderms mit ihrer Klüftung fertig geworden. Soweit sich das noch kontrollieren liess, schienen die Spindelrichtungen mit der für jede einzelne normalen übereinzustimmen, und auch die Anordnung der Gruppen hatte mit dem Typus Ähnlichkeit; die linken Zellen hatten einen Rhombus gebildet (Fig. 35), die rechten eine T-Figur, oder vielmehr: es würde auf der rechten Seite ein T entstanden sein, wenn eben nicht von Anfang an die unterste Zelle des Stammes auf die andere Seite verschlagen worden wäre (vgl. Fig. 32, 33). Im Übrigen aber bildete jetzt das achtzellige Ektoderm mit der Ventralgruppe zusammen einen geschlossenen, rundlichen Zellkomplex, der mit den bizarren Formen, wie sie die T-Riesen des I. Typus auf dieser Stufe zeigen, nicht die geringste Ähnlichkeit besass — dagegen aber einem normalen Stadium zum Verwechseln ähnlich sah.

Freilich bestand diese Übereinstimmung mit dem Typus nur äusserlich. Genealogisch beurteilt war besonders die Anordnung des Ektoderms eine möglichst konfuse. Und wenn es uns bis dahin gelungen war, mit seiner Hilfe die Medianebene und andere Hauptrichtungen des Embryo nach der für normale Keime geltenden Weise festzulegen, so gerieten wir jetzt bei dem gleichen Versuche in ernstliche Verlegenheit.

Dafür begannen zu dieser Zeit die drei hinteren Zellen der ventralen Gruppe ein Verhalten anzunehmen, als besässen sie ganz allein die Kompetenz, über die Lage der Medianebene zu entscheiden. Wir erinnern uns, dass die ganze Gruppe zuletzt, „frontal" betrachtet, einen nach links geöffneten stark gekrümmten Bogen gebildet hatte. Diese Form verwandelte sich in eine winklige. Die vorletzte Zelle des Bogens, P_3, drängte sich nämlich nach links zu zwischen ihre Nachbarn E und C, und fügte sich dort so passend ein, dass diese drei hinteren Blastomere jetzt bei der Ansicht von unten her zu einer schnurgeraden Reihe ausgerichtet waren (Fig. 34). Damit war eine Anordnung, die typischerweise für die

ganze Ventralgruppe charakteristisch ist, wenigstens für deren drei hintere Zellen hergestellt. Und zwar wiederum durch einen besonderen Bewegungsvorgang, dem ich durchaus nichts Ähnliches aus der normalen Entwickelungsgeschichte von Ascaris an die Seite zu stellen wusste.

Zugleich ergab sich aus der Formveränderung der unteren Gruppe noch eine wichtige Verbesserung der Gesamtkonfiguration. Die Lage der neuetablierten dreigliedrigen Reihe war, auf das Ektoderm bezogen, nicht die gleiche, in welcher sich im Stadium VIII (Fig. 29) die damals noch geradlinige Ventralsäule zuerst befunden hatte. Vielmehr differierte die neue Richtung gegen die frühere um ungefähr 45° nach links, denselben Winkel, um den seinerzeit bei der regelwidrigen Krümmung der hintere Teil der Gruppe zur Seite abgewichen war. Natürlich, die Schwanzzelle hatte ja seitdem ihre nach links verschobene Stellung — die eine teilweise Korrektur ihres Lageverhältnisses zum Ektoderm bedeutete — keineswegs aufgegeben, und indem jetzt der grössere Teil der Ventralgruppe seine exakte Richtung auf die Schwanzzelle nahm, gelangten alle diese Zellen ebenfalls in eine dem Typus angenäherte räumliche Beziehung zum Ektoderm.

Seitlich gesehen setzten die Blastomere E, P_3 und C nach wie vor einen vom Bauche nach dem Rücken zu aufsteigenden kurzen Bogen zusammen und bildeten jetzt in einer Weise, die frappant an den Typus erinnerte, den Boden und die rückwärtige Begrenzung einer kleinen Furchungshöhle, die gerade um diese selbe Zeit entstanden war (Fig. 33).

An der erfreulichen Neuordnung des ventralen Materials hatte nur die vorderste Zelle, MSt, keinen Anteil. Diese befand sich noch immer an derselben Stelle, an die sie bei ihrer Entstehung gelangt war, und ihre abnorme Lage an der „linken" Seite des Embryo — von Rechts wegen gehörte sie in die Mittelebene — fiel jetzt um so deutlicher ins Auge, als der ganze übrige Komplex, wie es schien, sich über die Richtung der künftigen Medianebene nunmehr völlig geeinigt hatte.

Die Teilung dieser deplacierten Furchungskugel war das letzte, was ich an diesem Tage noch geschehen sah (Fig. 36). Es entstanden durch eine fast dorsiventral gerichtete Mitose zwei auf der linken Seite des Embryo übereinander liegende Zellen, mst und μστ, von denen nur die untere mit der ventralen Säule, d. h. mit der zu vorderst gelegenen Urzelle des Entoderms in Berührung stand. Das sah nicht gut aus. Wenn ich bedachte, dass diese beiden jungen Zellen nach dem normalen Schema links und rechts von der Urdarmzelle gruppiert sein sollten, um demnächst auf jeder Seite der Mittelebene je eine Anlage des Schlundes und des Mesoderms zu liefern, so verhehlte ich mir nicht, dass durch die Teilungsweise von MSt die Aussicht auf eine endliche normale Ordnung der ganzen Gruppe sich wieder verringert hatte.

3.

Über Nacht erreichte der Riese das vierundzwanzigzellige Stadium: alle Zellen des Ektoderms und die noch übrigen drei Blastomere der ventralen Gruppe waren am Morgen geteilt. Der Embryo hatte die ovoïde Gesamtform angenommen, die für das gleiche Stadium der normalen Entwickelung charakteristisch ist (Fig. 37); und im optischen Längsschnitt trat die langgestreckte schmale Furchungshöhle, wie auch der typische Gegensatz zwischen den hellen, rundlichen Zellen des Ektoderms und den hohen, dotterreichen der Bauchseite deutlich hervor.

So glich der Riese bei flüchtiger Betrachtung einem typischen Ascarisembryo auf das frappanteste. Aber das war doch nur Schein.

Als ich den Embryo aus der Profillage in die Frontalebene drehte (Fig. 39), sah ich, dass das Ektoderm seines Rückens von der so überaus regelmässigen Konfiguration des normalen Stadium nichts erkennen liess. Es schien überhaupt die ganze Rückendecke sich gegen die linke Seite hin vorzubauschen, als wären hier einige Zellen mehr als drüben untergebracht. Ich zögerte kaum, für dieses Plus die Nachkommenschaft der Zelle bII verantwortlich zu machen, die am Tage vorher auf diese selbe linke Seite versprengt worden war. Rechts hinten aber entdeckte ich mit Überraschung eine Stelle, wo etwas zu fehlen schien; wo die benachbarten Zellen nicht polygonal zusammengeschlossen waren, wie sonst überall, sondern mit rund gewölbten Flächen die Wände einer deutlichen Vertiefung bildeten! Es lag nahe anzunehmen, dass diese Vertiefung nichts anderes sei, als eine Lücke, die von den Ektodermzellen der rechten Seite für ihre verirrten Verwandten freigelassen worden war. — Demnach schien es, als hätten bei diesem Riesen vom zweiten Typus die Ektodermzellen nicht — wie bei dem des ersten — sich einfach nach mechanischen Prinzipien gleichmässig auf die vorhandene Epithelfläche verteilt, sondern wären bestrebt gewesen, typische Lagebeziehungen im Einzelnen festzuhalten, eventuell herbeizuführen. Hierüber wird im Analytischen Teile eingehender zu verhandeln sein.

Auf der Bauchseite des Embryo zeigte sich die Nachkommenschaft der drei hinteren Blastomere in einer absolut typischen Weise geteilt und geordnet. Die vier dotterreichen, breiten Zellen EI, EII, P_4 und D, die jetzt in der Mittellinie des Bauches schnurgerade hintereinander lagen, waren aus transversaler Teilung der Urdarmzelle und der kaudalwärts auf sie folgenden hervorgegangen; und ganz am Hinterende bildete das symmetrisch halbierte, wie nach dem Winkelmass angesetzte Schwanzzellenpaar c und γ den Beschluss (Fig. 38).

Was aber war aus den Sprösslingen der vordersten ventralen Furchungskugel geworden, die bei der Neuordnung der Verhältnisse das Unglück gehabt hatte, auf der linken Seite des Embryo liegen zu bleiben? Es zeigte sich, dass die Situation dieses jungen, bei seiner Geburt dorsiventral gelagerten und fast ganz auf die linke Seite beschränkten Zellenpaares zwar immer noch abnorm, aber doch dem Typus, der eine beiderseits symmetrische Stellung verlangt, in unverkennbarer Weise näher gekommen war. Während nämlich die mehr ventralwärts gelegene von den beiden Zellen, mst, sich gegen die Medianebene hin vorgeschoben hatte, so dass sie jetzt fast genau in der Verlängerung der Darmzellen lag, war ihre Schwester $\mu\sigma\tau$ nach hinten und einwärts herabgeglitten und so an die Flanke der ventralen Mittelreihe gelangt, wo sie bis zur Berührung der Urgeschlechtszelle P_4 kaudalwärts reichte. Dieses Lageverhältnis war für $\mu\sigma\tau$ durchaus das typische. Im übrigen enthielten beide Zellen grosse, deutliche Kerne, ein Zeichen nahender Teilungsreife, und beide hatten jene mandel- oder fast halbmondförmige Gestalt angenommen, die ich für die gleichen Zellen der normalen Entwickelung beschrieben habe ('96a, Taf. V, Fig. 13).

So konnte man das Blastomerenpaar in gewissem Sinne schon jetzt symmetrisch nennen, nämlich in Bezug auf die vorderste Darmzelle, die im Winkel zwischen ihnen lag. Und es schien mir nach allem, was ich erfahren hatte, nun nicht mehr zweifelhaft, dass unser kleines Drama in einer völlig typischen Anordnung aller ventralen Zellen bald seine befriedigende

Lösung finden würde. Das geschah in der That noch im Laufe dieses Beobachtungstages. Aber doch anders, als ich erwartet hatte.

Um die Mittagszeit schickten sich die Halbmondzellen zur Mitose an. Da beide ihre Spindel — wie im Normalen — senkrecht zur Richtung der vorausgegangenen Teilung orientierten, so mussten zwei Paare hintereinander liegender Zellen entstehen, das eine, στ und μ, links vom Darm, das andere, st und m, in seiner vorderen Verlängerung (Fig. 40). Sehr bald danach — auch in diesem rhythmischen Verhältnis dem Typus gleich — erfolgte die dorsiventrale Teilung der Schwanzzellen, und ebenso regten sich im Ektoderm die ersten Vorläufer einer neuen Klüftungsperiode (Fig. 42). Doch hatten diese letzteren Teilungen keinen wesentlichen Einfluss auf die Konfiguration.

Gegen Abend aber ging eine wunderliche und tiefgreifende Verschiebung in Szene, die das zum typischen Arrangement noch nötige so sicher und unmittelbar herbeiführte, in einer so seltsam zielbewussten Weise zu arbeiten schien, dass ich trotz alles Vorausgegangenen damals nicht zweifelte, es müsse eine günstige Zufälligkeit ihre Hand im Spiele haben.

Die Ektodermhaube war aus uns bekannten Gründen stark zur Seite geneigt, so dass die eigentliche Spitze des Embryo links von der Medianebene lag (Fig. 40). Nach der gleichen Richtung waren auch die beiderseitigen Schlund- und Mesodermanlagen disloziert, dergestalt, dass die Grenzlinie zwischen ihnen, die nach der typischen Instruktion mit der Medianebene zusammenfallen sollte, ebenfalls auf die links gelegene Spitze des Ganzen hinauslief. Da nun die Linksverwerfung des vorderen Bezirkes so offensichtlich das Abnorme war, und ihr gegenüber die festgefügte Lage der hinteren Bauchzellen wie ein Krystallisationspunkt für typische Anordnung erscheinen musste, so schwebte mir vor, es würden wohl zur Herstellung der normalen Gesamtlage die Schlund-Mesodermzellen samt der Spitze des Ektoderms allmählich nach rechts verschoben werden, — eine Forderung freilich, die in Anbetracht der abnormen Verteilung des Materiales nicht leicht zu erfüllen schien.

Was aber geschah? Die ganze hintere Bauchzellengruppe, die seit gestern aussah, als wenn sie über ihren Anteil an der normalen Entwickelung nunmehr völlig beruhigt wäre, wechselte die Front und richtete sich unter Aufgabe der bisher so ostentativ markierten Medianebene gegen die vordere linke Ecke des Embryo!

Diese Schwenkung erfolgte nicht gleichzeitig für die ganze Abteilung; sondern die sechs rückwärtigen Blastomere — von der Urgeschlechtszelle an — standen schon auf halblinks, als noch die Richtung der beiden Urdarmzellen mit der alten Medianebene zusammenfiel (Fig. 41). Darauf aber senkte sich das Entoderm — nach typischer Vorschrift — unter das Niveau der Baufläche, teilte sich und nahm dann in der Tiefe eine entsprechende Stellung ein.

In dem Masse nun, wie die Darmanlage von der Oberfläche verschwand, öffnete sich die Gruppe der Schlund-Mesodermzellen und nahm, kaudalwärts herabgleitend, zu beiden Seiten des Urmundes ihre Lage. — Es war die normale, symmetrische. Und die vom Ektoderm gebildete Spitze des Embryo fiel nun auch in die Mittelebene.

Am Morgen des nächsten Tages lag der Darm fast ganz in der Tiefe, rückwärts von der Urgenitalzelle überlagert, vorn und an den Seiten von den Anlagen des Schlundes und Mesoderms. Diese waren, nach der Grösse ihrer Kerne zu schliesen, schon wieder zu einer neuen Teilung reif, und es überraschte mich nicht im mindesten, als ich sah, dass die Schlund-

zellen (st und στ) in strikter Befolgung einer typischen Vorschrift ihren bezüglichen Schwestern darin vorausgeeilt waren (Fig. 43).

Es gab kein Merkmal mehr, weder in Form noch Lage, noch in der relativen Zahl der Blastomere, das die jetzt vierzehnzellige Nachkommenschaft der unteren Furchungskugel von den Anforderungen des strengen Typus noch unterschieden hätte. Hier war das Ziel erreicht.

Dagegen liess die Gesamtform des Embryo, die ja im wesentlichen durch den Zustand des Ektoderms bedingt wird, noch immer jene regelmässige Begrenzung vermissen, die für das normale Stadium charakteristisch ist. Zwar lag die vorderste Spitze der ektodermalen Haube, die über Nacht ihre Klüftung vollendet hatte, jetzt mit der Längsstreckung der ventralen Gruppe in gleicher Flucht, und oben, wo die Urzellen des Schlundes zusammenstiessen, hatte sich eine helle Ektodermzelle, ganz wie im Typus, zwischen sie eingedrängt. Allein von einer irgendwie mit der normalen vergleichbaren Zusammensetzung des Rückens und der Seiten war immer noch keine Rede (Fig. 42).

Rechts hinten aber, zwischen dem Ektoderm und dem rechten Schwanzzellenpaare klaffte tief und deutlich jene Lücke, die uns schon am Tage vorher wie ein pro memoria für die in Verlust geratenen Familienglieder erschienen war.

Auf dieser Stufe seiner Entwickelung ist mein Riese, nachdem er fünf Tage lang alle Fährnisse einer solchen Untersuchung, das Austrocknen und Anfeuchten des Präparates, das vielfache Rollen in jeder Richtung glücklich überstanden hatte, durch Platzen seiner Eischale zu Grunde gegangen.

III.

Geschichte eines Dreifach-Zwillings.

(Taf. IV, Fig. 44—61, Taf. V, Fig. 62—64.)

Für die analytischen Betrachtungen, die ich an das mitgeteilte Thatsachenmaterial knüpfen werde, ist die folgende Schilderung fast überflüssig. Wenn wir darin den Nachweis finden, dass eine völlig isolierte Zelle des Ascariskeimes sich mit derselben Zuverlässigkeit als Teil des Ganzen fortentwickelt, wie die verschobenen, ihrer normalen Nachbarschaft beraubten Blastomere der T-Riesen, so hält vielleicht mancher ein solches Ergebnis für kaum noch der Mühe wert. Aber ich will die Mitteilung des einzigen von mir beobachteten Falles darum nicht unterlassen, weil die Bestätigung des Erwarteten immerhin nicht schaden kann, weil wir ferner doch noch einiges für die Analyse wichtige Detail daraus lernen werden, und endlich, weil es an und für sich eine so merkwürdige kleine Geschichte ist.

1.

Ich fand einen Dreifachriesen der Varietät bivalens von der ungefähren Gestalt eines Gamma (Fig. 44). Zwei seiner Schalen hatten sich breit vereinigt, die dritte, rechtwinklig

angesetzte, war oblong, nach oben hin zugespitzt und stand mit den andern durch einen ungewöhnlich engen Kanal in Zusammenhang.

Genau die gleiche Form besass das lebendige Plasma im Innern dieses Schalenkomplexes; denn unser Monstrum stand noch auf jener frühen Stufe der Entwickelung, in welcher Schale und Ei ohne trennenden Zwischenraum sich aneinanderschmiegen. Wie bei normalen Eiern derselben Stufe war das Plasma des Riesen in der Peripherie überaus hell. Was er von Dotterkörnchen enthielt, hatte sich in Form von Wolken um die Kerne zusammengezogen. Solcher Körnchenwolken gab es zwei: die eine, grössere, nahm die Mitte der im walzenförmigen Teil der Schale enthaltenen Plasmamasse ein, die andere lag jenseits des Kanals in der unteren Zelle.

Es dauerte zunächst noch volle drei Tage, bis das Riesengebilde überhaupt zu Teilungserscheinungen überging. In dieser Wartezeit geschah jedoch zweierlei.

Erstens konzentrierte sich das Plasma des Riesen — ganz in der Weise der normalen Entwickelung — auf ein geringeres Volum, so dass jetzt zwischen ihm und der Schale der übliche leere Raum, freilich nicht ringsum, wie sonst, sondern nur an den beiden Enden des gammaförmigen Gebildes in Erscheinung trat.

Und zweitens ging mit den Kernen etwas vor, — leider so sehr im Schatten der Dotterwolken, dass mir vieles und vielleicht das wichtigste verschleiert blieb. Als ich den Riesen fand, lagen die Kerne, d. h. die beiden hellen Flecke, die aus der Wolke sie umgebender Dotterkörnchen undeutlich hervorschimmerten, weit von einander getrennt. Am zweiten Tage waren sie schärfer begrenzt, und ich erkannte, dass in der unteren Abteilung ein einziger, ziemlich grosser Kern, in der oberen Doppelkammer aber eine Gruppe von wenigstens drei kleineren enthalten war (Fig. 45). Dabei hatte sich der Abstand der hellen Flecke unverkennbar vermindert. Besonders der untere Kern war ziemlich hoch in seiner Kammer emporgestiegen, und ich hatte eine Idee, dass er sich durch den Kanal hindurch in die obere, grössere Plasmamasse hinüber begeben werde. — Am Morgen des dritten Tages fand ich ihn völlig aus seiner Wolke herausgetreten und so hoch oben im Kanal, dass zwischen ihm und der verengten Schalenwand nur eine schmale Lage von Eiprotoplasma übrig blieb. Dort sass er offenbar fest. Es waren aber in der Nacht auch die kleineren Kerne des oberen Schalenraumes, von ihrer Dotterwolke begleitet, näher an den Engpass herangekommen. Jetzt löste sich einer von diesen aus der Gruppe seiner Gefährten, trat in den Bereich des dotterfreien Protoplasma ein (Fig. 46) und passierte ohne Schwierigkeit in langsamer Wanderung den Kanal! — Was drüben geschah, entzog sich aufs neue der Beobachtung, denn beide Kerne versanken alsbald in der dunklen Dottermasse. Doch vermute ich, dass entweder eine Verschmelzung der beiden oder doch eine sehr innige Berührung zustande kam, wie wohl zu gleicher Zeit auch die in der oberen Abteilung verbliebenen Kerne miteinander vereinigt wurden. Denn als gegen Abend der lichter werdende Dotter einen leidlichen Einblick gestattete, sah ich in jeder der beiden Abteilungen — und zwar wieder im Zentrum des zugehörigen Plasmabereiches — einen einzigen hellen Kernfleck von etwas länglicher Form (Fig. 47).

Der ganze Vorgang hatte sich ohne Strahlungserscheinungen abgespielt.

Nunmehr drängten die Ereignisse in rascherem Tempo der Mitose zu. Während das Plasma sich immer stärker zusammenzog, so dass an den blinden Enden der Gesamtschale weite leere Räume zur Ausbildung kamen, verloren die beiden Kerne aufs neue ihre Deutlich-

keit (Fig. 48). An ihrer Stelle traten länglich geformte, helle Flecke auf, in denen unverkennbar die Umwandlung der Kerne zu jungen Spindeln vor sich ging. Allein diese hellen Kernflecke waren nicht, wie ich nach dem früheren erwarten konnte, in den Centren der beiden Hauptkammern lokalisiert, so dass der Engpass nach wie vor die Grenze zweier ungleich grossen Abteilungen gebildet hätte; sondern sie verteilten sich vielmehr in gleichem Verhältnis der Massen auf das vorhandene Plasma, ohne, wie es schien, durch die verengte Stelle behindert zu werden. Der untere Kernfleck lag unter solchen Umständen mitten im Kanal, und die Demarkationslinie der beiderseitigen Bereiche befand sich oberhalb des letzteren, etwa im Winkel der gammaförmigen Riesenschale. An dieser Stelle hatte sich weitaus der grösste Teil der Dottermasse zu einer breiten, dunklen Zone zusammengedrängt (Fig. 48).

Während der Nacht trat an drei Stellen eine Teilung ein und zwar, wie die Beobachtung am anderen Morgen eben noch erkennen liess, in eigentümlicher Reihenfolge (Fig. 49). In der Mitte des Ganzen, wo zuletzt die Dotterwolke gelegen hatte, war augenscheinlich zu allererst eine Durchschnürung des Plasmaleibes zustande gekommen; hier stiessen die Plasmakörper bereits mit breiten, ringsum von Saugwülsten begrenzten Flächen aneinander. Etwas später, aber offenbar untereinander gleichzeitig waren die beiden Hälften in eine mitotische Teilung eingetreten und zeigten noch die Spuren der im Verschwinden begriffenen Strahlung. Die Sprösslinge der einen lagen horizontal hintereinander in der Axe des grösseren Schalenraumes. Bei der andern Hälfte aber war die Spindel — entsprechend der Lage des hellen Fleckes, der am Abend vorher auf ihre Entstehung vorbereitet hatte, — durch den Schalenengpass hindurchgegangen; so entfiel von ihren Nachkommen je eine auf den oberen und den unteren Schalenraum. Diese beiden Zellen befanden sich in jenem Zustande der Abrundung, der unmittelbar auf die Mitose folgt, und waren unter solchen Umständen von der engen Verbindungsstelle nach oben und unten hin weggerückt, gleichsam auseinandergezogen worden. Jedoch wahrten zwei kurze, stielartige Verlängerungen durch den Kanal hindurch den Zusammenhang.

Im Laufe des Tages wurde die Berührung sämtlicher Zellen breit und flächenhaft, diejenige des senkrecht stehenden Zellenpaares wenigstens so weit der Engpass gestattete (Fig. 50). Die Kerne traten als grosse, etwas quergestellte Flecke hervor, ringsum von Dotter umgeben. Und bei der nun herrschenden Ruhe und gleichmässigen Ausbildung wurde zweierlei deutlich.

Erstens enthielten die beiden inneren Zellen der viergliedrigen Reihe mehr Dotterkörnchen, als die äusseren, was in Anbetracht des Umstandes, dass kurz vor der Teilung der Dotter des Rieseneies in dieser selben mittleren Region zu einer Wolke versammelt war, nicht überraschen konnte.

Zweitens bestand zwischen den Furchungszellen — und zwar paarweis — ein Grössenunterschied. Die beiden inneren, dunkleren, waren um ein geringes kleiner als die äusseren.

2.

Wir sind nun dem Zeitpunkt nahe, in welchem der Dreifach-Riese für unsere spezielle Untersuchung bedeutungsvoll wurde. So müssen wir denn, um das folgende recht zu begreifen, zunächst die Frage erörtern, was eigentlich der Sinn des bisher Geschehenen

gewesen sei. Wie komme ich überhaupt dazu, dieses vierzellige Gebilde, das doch mit keinem einzigen Stadium der typischen Ontogenese übereinstimmt, zur Lösung entwickelungsmechanischer Probleme für geeignet zu halten.

Ich habe in der Einleitung dieser Arbeit gesagt, dass „echte Riesen" zu typischer Entwickelung befähigt sind und darum für entwickelungsmechanische Versuche mit den normalen Eiern promiscue gebraucht werden dürfen. Echte Riesen sind Doppeleier, die von einem einzigen Spermatosom befruchtet worden sind. Unser Gebilde aber ist ein Dreifachei, und aus dem Umstande, dass es gleichzeitig zwei Teilungsspindeln zur Ausbildung brachte, geht hervor, dass es höchst wahrscheinlich doppelt, sicher aber nicht einfach befruchtet war. — Nun habe ich in meiner frühern Arbeit über die Riesen ('98b) noch einer zweiten Kategorie die Fähigkeit zu typischer Entwickelung zugestanden, nämlich doppelbefruchteten Doppeleiern: solche treten zuweilen in eine Zwillingsontogenese ein, verhalten sich also, von ihrer Verwachsung abgesehen, wie zwei normale Einzeleier. Auch um einen solchen „Doppelzwilling" handelte es sich bei unserem Riesen nicht. Drei- und Vielfachbildungen aber sollten nach meiner damaligen Darstellung immer nur einer ganz abnormen, sinnlosen und bald zum Tode führenden Zellteilung unterworfen sein.

Nun wohl, über den Standpunkt jener Schrift, die ja nur einen vorläufigen Abschluss bedeutete, gehe ich heute hinaus und behaupte, dass die damals von mir angenommene Beschränkung der Entwickelungsfähigkeit eine zu enge war.

Es erklärt sich leicht, wenn ich früher, bei Verwendung eines immerhin beschränkten Materiales, sowohl typisch-einheitliche „echte Riesen", als auch Zwillingsentwickelung nur bei Doppeleiern gefunden habe. Denn Vielfachriesen sind fast immer polysperm und obendrein, wie aus der Art ihres Vorkommens zu schliessen ist, schwerer als die Doppeleier geschädigt, so dass es nicht Wunder nehmen kann, wenn ihre Fortentwickelung — falls sie überhaupt eintritt — für gewöhnlich keinerlei Beziehung zur normalen Ontogenese erkennen lässt.

Prinzipiell aber sollten die Vielfacheier von echter und Zwillings-Entwickelung nicht ausgeschlossen sein. Für Ascaris gelten ja doch die Sätze, dass die Quantität des Protoplasma und die Zahl der Chromosomen innerhalb weiter Grenzen bedeutungslos für den Ablauf der Ontogenese sind (zur Strassen '98b p. 673). Ob in der Fortentwickelung ein echter Riese, oder ein Zwilling, oder aber ein regelloses Durcheinander von Zellen zustande kommt, hängt wesentlich nur von der Zahl der vorhandenen Centrosomen, d. h. von der der eingedrungenen Spermaelemente ab. — Dann aber ist zum mindesten die Möglichkeit gegeben, dass ein gesundes und zufällig monosperm befruchtetes Vielfachei einen typisch gebauten „echten" Vielfachriesen aus sich hervorgehen lässt. Und noch sehr viel leichter sollte der Fall eintreten können, dass aus doppelbefruchteten Dreifacheiern — Zwillinge entstehen; Zwillinge, von denen dann jeder das anderthalbfache der normalen Plasmamenge in sich vereinigen würde. Dieser letztere Fall aber ist nicht nur Theorie; denn ich habe das wirkliche Vorkommen solcher „Dreifach-Zwillinge" inzwischen mehrfach festgestellt.

Wenn ich demnach, zurückkommend auf unser eigentliches Objekt, nunmehr behaupte, es sei ein Dreifachzwilling, und die viergliedrige Zellenreihe sei als die einfache Summe zweier Individuen von anderthalbfacher Grösse aufzufassen, so ist das nach unserer gegenwärtigen Kenntnis der Riesenbildungen zum mindesten erlaubt. Da aber die ganze folgende Darstellung mit der Richtigkeit dieser Deutung steht und fällt, so muss sie bewiesen werden.

Unser Riese war vor allen Dingen, wie schon oben erwähnt, fast sicher disperm. Nach jener wunderlichen Kernwanderung — über deren Bedeutung ich nicht einmal eine Vermutung zu äussern wage — hatte sich alles, was der Riese an Kernen enthielt, nach zwei weit voneinander entfernten Stellen zusammengezogen. Darauf sahen wir jede von diesen Kerngruppen oder Kernen für sich die ersten Vorbereitungen zur Teilung treffen. Am anderen Morgen war oben wie unten an genau derselben Stelle, wo die in Umwandlung begriffenen Kerne zuletzt gelegen hatten, die Durchschnürung erfolgt. Wie könnte das anders gedeutet werden, als so, dass zwei Spindeln und dementsprechend zwei Centrosomenpaare vorhanden waren?

Nun aber besass unser Riesen-Zellkomplex noch eine dritte Scheidewand, die sich — genau in der Mitte der vorhandenen Plasmamasse — gerade dort gebildet hatte, wo am Abend vorher fast der gesamte Dotter zu einer dunken Zone zwischen den beiden Kernflecken versammelt gewesen war. Es bleibt nichts übrig, als anzunehmen, dass diese mittlere Durchschnürung ohne Beteiligung von Chromosomen vor sich gegangen ist. Und gerade hierin liegt ein Moment, das für die Zwillingsnatur unseres Riesen besonders in die Wagschale fällt. Denn im Laufe neuerer Studien ist mir zur Gewissheit geworden, was schon Boveri ('99, p. 427) vermutet hat, dass nämlich in Fällen von Zwillingsentwickelung stets nur zwei vollständige, Chromosomen führende Spindeln vorhanden sind: zwischen beiden Bezirken vollzieht sich — gleichzeitig mit den Mitosen oder ein wenig früher — die Aufteilung des Gesamtplasma in die Zwillingsindividuen als ein rein plasmatischer Vorgang.

Und jetzt erkennen wir, dass auch alles weitere sich mit der grössten Genauigkeit im Rahmen dessen hielt, was nach meiner früheren Darstellung für eine Zwillingsentwickelung typisch ist. Als Produkt der kombinierten Teilung entstand eine viergliedrige Zellenreihe von einer gewissermassen symmetrischen Beschaffenheit: die zwei inneren und die zwei äusseren Zellen waren unter sich gleich, beide Paare aber an Grösse und Dottergehalt deutlich verschieden. Eine solche genaue Symmetrie würde für abnorme Riesengebilde ganz unverständlich sein. Wenn wir uns aber erinnern, dass ein typisches Stadium II aus einer grösseren hellen und einer kleineren dotterreichen Zelle besteht, und dass die Individuen eines Ascariszwillings stets symmetrisch orientiert, d. h. entweder mit den Köpfen oder den Schwänzen zusammengewachsen sind (zur Strassen '98b), — so deckt sich offenbar die Besonderheit unseres Dreifachriesen aufs Haar mit dem Signalement einer echten Zwillingsbildung.

Ja, wir finden nunmehr die eigentümliche Thatsache, dass kurz vor dem Eintritt der Doppelmitose fast aller Dotter in die Mitte des gammaförmigen Plasmaleibes gewandert war, ganz begreiflich. Auch im normalen Einzelei markiert sich dicht vor der ersten Teilung, wie Zoja zuerst hervorgehoben hat, die untere Hälfte durch grösseren Dottergehalt. Und wenn bei unserem Riesen aus dem Zusammentreffen zweier dunklen Pole eine gemeinsame mittlere Dotterzone entstand, so beweist das eben nur, dass schon zu dieser frühen Zeit die morphologische Sonderung vollendet und über die Art der Zwillingsverwachsung entschieden war.

Nach alledem wird, so meine ich, wohl auch der Zweifelsüchtigste für erwiesen halten, dass unser dreifaches Riesenei einen Zwilling geliefert hat, dessen Individuen typisch zweizellig, und zwar mit ihren „unteren" Zellen im rechten Winkel, wie die Balken eines Gamma aneinandergewachsen sind.

Und nun kann ich zur Schilderung der merkwürdigen Schicksale übergehen, die diesem Dreifachzwilling auf grund des eigentümlichen Verhältnisses zwischen ihm selbst und seiner Schale beschieden waren.

3.

Am Morgen des fünften Beobachtungstages stand mein Riese dicht vor einer neuen Klüftungsperiode (Fig. 51). Alle Zellen hatten sich abgerundet, mitotische Figuren traten auf, und bei dem senkrechten Embryo, der etwas vorausgeeilt war, offenbarte schon die Orientierung der Kernspindeln die Richtigkeit unserer Zwillingsdiagnose: Ganz genau, als wenn diese beiden Furchungskugeln ein auf dem Kopfe stehendes typisches Zweizellenstadium wären, stellte sich die Spindel der kleineren, oberen Zelle der Längsaxe parallel — nur durch die Gegenwart des anderen Individuums ein wenig zur Seite abgelenkt —, in der unteren, ektodermalen Zelle aber lag eine quere Teilungsspindel.

Und nun spielte sich vor meinen Augen, erst langsam, dann mit immer steigender Geschwindigkeit eine dramatische Szene ab (Fig. 51—54).

Seit die Abrundung der Blastomere begonnen hatte, war die Verbindung der ober- und unterhalb des Kanales liegenden Zellen, die während der Ruhe das ganze Lumen in Anspruch nahm, aufs neue zu einer schmalen, hellen Brücke geworden. Nun schritten beiderseits die Mitosen vor. Wie die untere Zelle in querer Richtung sich auszudehnen begann, drängte sie natürlich mit steigender Energie von dem Engpasse hinweg nach abwärts zu, wo ihr mehr Raum zur Verfügung stand. Hierbei wurde der Plasmastrang, der sie mit ihrer Schwester verband, stark gedehnt, und ich dachte er würde reissen. Aber noch hielt er. Ich hätte nie geglaubt, dass das Plasma eine Zähigkeit, wie sie hier sich offenbarte, besitzen könne.

Bestrebt sich abzurunden und doch in die scharfen Krümmungen der Schale hineingepresst, nahm jetzt die obere Zelle die Form einer Birne an, deren distale Hälfte sich endlich knopfförmig abzuschnüren begann. Die untere Furchungskugel aber mit dem Stiele, an dem sie hing, und ihrer queren Spindel sah beinahe aus wie ein Vorticelle, die sich teilen will. Ganz gegen die Regel erschien die auftretende Scheidewand bei dieser Zelle zuerst nur am unteren Rande. Darauf schnitt die Furche nach oben hin durch, und ich war gespannt, wo sie enden würde: sie blieb links von dem hellen Verbindungsstrange, so dass dieser fortan am Rande der rechten Tochterzelle angeheftet war.

Die Spannung der nach Ausdehnung strebenden und doch fast keilförmig zusammengepressten jungen Zellen hatte jetzt, mit vollendeter Teilung, einen Grad erreicht, der die Zähigkeit des Plasmastranges auf die härteste Probe stellte. Allen Widerstand überwindend schob sich das Blastomerenpaar in die Tiefe, und der Strang wurde in seiner Mitte fadendünn. —

Als endlich die Fessel zerriss, die Spannung mit einem Schlage behoben war, veränderte sich blitzschnell das Gesamtbild. Ehe ich nur mit den Augen folgen konnte, waren die dünnsten Enden des gerissenen Stranges eingeschnurrt wie Gummifäden; die obere Zelle, von der zuletzt ein langer Kegel in den Kanal herabgezogen worden war, wich elastisch zurück; das junge Blastomerenpaar aber glitt, indem es gleichzeitig eine rasche Drehung vollführte, befreit in das weite Lumen des unteren Schalenraumes hinein. — Nach zwei Sekunden war alles vorüber. Die beiden nun isolierten Schwestern hatten sich im reichlichen Raume gedehnt und abgerundet. Und nur ein winziges, helles Stiftchen, das die eine von ihnen noch stunden-

lang dicht an der gemeinsamen Berührungsfläche trug, zeigte die Ursprungsstelle des verflossenen Verbindungsstranges an.

Oberhalb des Kanals verschwanden die Spuren der Ereignisse nicht ganz so rasch. Die zunächst gelegene Tochterzelle — denn auch hier war inzwischen die Mitose vollendet worden, — behielt noch längere Zeit eine unregelmässige Form, und gegen Abend quollen aus der deutlich markierten früheren Basis des Stranges helle Tröpfchen hervor (Fig. 55). Aber am andern Tage fand ich auch diese Furchungskugel völlig und spurlos verheilt.

4.

So hatte also der blinde Zufall ein Experiment gemacht, das bei Ascaris bisher noch Keinem gelungen war. Von jedem Zusammenhang mit dem übrigen Körper losgelöst, lag in der unteren Kammer unserer Riesenschale diejenige Hälfte eines Ascarisembryo, aus der im normalen Zusammenhang die einschichtige „ektodermale" Haube entstanden wäre.

Und wie verhielt sie sich hier?

Nachdem die beiden rundlichen Zellen sich vorübergehend gegeneinander abgeplattet hatten — und zwar ringsum, so dass das Ganze einem ruhenden Stadium II sehr ähnlich wurde (Fig. 55) — lieferten sie am siebenten Tage durch aequale Mitosen eine vierzellige Gruppe, deren Glieder zum ersten Male kugelige, scharf umschriebene, also diminuierte Kerne erhielten und nicht zögerten, sich dergestalt zu verschieben, dass ein vollkommen regelmässiges Tetraëder zustande kam (Fig. 57). Nicht minder regulär war die Anordnung im achtzelligen Stadium, Diesmal bildete sich ein disymmetrisches Aggregat von vier fünfseitigen und vier vierseitigen Blastomeren, offenbar diejenige Anordnung, die dem Prinzipe der kleinsten Flächen am besten entsprach (Fig. 58). Und ganz besonders hübsch wurde das Aussehen unserer Zellfamilie, als am elften Tage ein rundes, aus sechzehn genau gleichen Zellen zusammengesetztes Gebilde mit einem Hohlraum darin zustande gekommen war, das sich ausnahm, wie die sehr regelmässige Blastula irgend eines fremden Geschöpfs (Fig. 59).

Als aber eine abermalige Klüftung eintrat, da hatte das Produkt nichts mehr von der geometrischen Regelmässigkeit der vergangenen Perioden. Es war ein Konglomerat von hellen Furchungskugeln, das einen beschränkten Hohlraum unregelmässig umschloss, und dessen eckige, ziemlich unbestimmte Gesamtform durch Gleiten der Zellen mehrfach verändert wurde. Bis zum sechzehnten Tage waren einige weitere Mitosen erfolgt ohne dass die Gesamtform sich wesentlich geändert hätte. An diesem Tage wurde der Riese getötet und gefärbt.

Es ergab sich (Taf. V, Fig. 62, 63), dass von den etwas mehr als 32 Zellen des Komplexes nicht eine einzige Chromatinschleifen oder Kerne vom Keimbahntypus enthielt; die ganze Familie hatte vielmehr die Diminution, die ihre Glieder zu Somazellen stempelte, durchgemacht und zwar, wie aus der Blässe der noch vorhandenen Chromatinreste ersichtlich war, vor langer Zeit. Das gleiche war ja auch aus dem Verhalten der Kerne im Leben hervorgegangen.

Und nun das Resultat des „Versuches"?

Wir geben auf grund der gleichmässigen, in Perioden fortschreitenden Klüftungsweise, des Charakters der Kerne, der Helligkeit der lebenden Zellen und ihrer Neigung, sich blasen-

förmig um einen Hohlraum zu gruppieren, — unser Urteil dahin ab, dass die amputierte „ektodermale" Hälfte unseres Riesenembryo im Zustande der Isolation genau dasselbe geliefert hat, was in normalem Zusammenhange aus ihr entstanden wäre, nämlich Ektoderm.

5.

Unsere gammaförmige Riesenschale aber umschloss in ihrem oberen, grösseren Raume ein zweites Problem. Hier lag seit der folgenschweren Zerreissung der „entomesodermale" Abschnitt des senkrechten Individuums, — zwar abgetrennt von dem morphologisch zugehörigen Blastomerenmaterial, aber seinerseits in inniger Berührung mit den Zellen eines zweiten, unversehrten Embryo.

Es war vorauszusehen, dass infolge solcher Nachbarschaft die Entwickelung dieser entomesodermalen Keimeshälfte, wenigstens inbezug auf Anordnung, beträchtliche und kaum kontrollierbare Störungen erleiden werde, und ich versprach mir deshalb von dem oberen Abschnitte des halbierten Riesen nicht viel mehr, als etwa in der Differenzierungsweise seiner Zellen, in dem voraussichtlichen Auftreten der Geschlechtsanlage die Bestätigung des Urteils zu finden, das ich mir über die Bedeutung der abgetrennten unteren Zellen gebildet hatte. Ebenso meinte ich, das unversehrte andere Zwillingsindividuum werde sich typisch entwickeln und nur an seinem kaudalen Ende durch die Gegenwart der fremden Zellen zu abnormen Verlagerungen geführt werden, wie mir solche von Doppelzwillingen zur Genüge bekannt geworden waren. Allein, was in Wirklichkeit geschah, war sonderbar und unerwartet und fesselte bald meine ganze Aufmerksamkeit.

Als der horizontal gelagerte zweizellige Embryo — und zwar eine Kleinigkeit später als sein Zwillingsbruder — zur Teilung schritt, lieferte er, dem typischen Programm entsprechend, zunächst eine T-Figur. Aber auch diesmal stand die Spindel der kleineren Zelle von Anfang an etwas geneigt, so dass begreiflicherweise schneller als sonst das T-förmige in das rhombische Arrangement überging (Fig. 53 bis 55). Bald darauf erfolgte die vorschriftsmässige Längsteilung beider Ektodermzellen (Fig. 56), und das junge Furchungsgebilde hätte zu dieser Zeit — von seiner anderthalbfachen Grösse abgesehen — mit dem typischen Stadium übereingestimmt, wenn nicht an seinem hinteren Ende die beiden fremden Blastomere sich angeschmiegt hätten, als gehörten sie dazu.

Über Nacht klüfteten sich beide entomesodermalen Zellenpaare. Dabei traten offenbar bedeutende, mir leider unbekannte Verschiebungen der Elemente ein; denn als ich am andern Morgen die entstandene achtzellige Säule musterte, da fand ich kein Merkmal, das die Nachkommenschaft der zwei fremden Schmarotzer von dem rechtmässigen Bestande des horizontalen Embryo noch zu unterscheiden gestattet hätte. Von dieser Zeit an fehlt also eine genaue und sichere Ableitung der beiderseitigen Genealogie. Dagegen bot sich zunächst noch die Möglichkeit dar, wenigstens die gruppenweise Zusammengehörigkeit innerhalb des fraglichen Zellmaterials festzustellen. Auf der einen Seite des Embryo hatten sich nämlich vier dotterreiche Zellen in höchst auffallender Weise zu einer schnurgeraden Reihe mit parallelen Zellgrenzen zusammengefügt, ein Verhalten, das bekanntlich nicht nur für die entomesodermale Gruppe des normalen achtzelligen Stadiums typisch ist, sondern auch bei T-Riesen sehr häufig wiederkehrt. Diese Reihe erstreckte sich vom kaudalen Ende bis dicht an die hellen Zellen

des Ektoderms. Ich wusste, wie gesagt, nicht, ob diese vier Zellen dem einen oder dem anderen Zwilling zugehörten, aber soviel scheint mir sicher zu sein, dass sie untereinander verwandt waren; daraus ergibt sich natürlich die gleiche Forderung für die noch übrig bleibenden Blastomere, die neben der geraden Reihe in weniger regelmässiger Gruppierung lagen und ebenfalls heranreichten bis an das Ektoderm.

Demnach erkennen wir, dass eine eigentümliche und wichtige Modifikation der Lagebeziehungen eingetreten war. Gleich nach der Amputation hatten die beiden dotterreichen, entomesodermalen Gruppen, die der monströse Zellkomplex ausser seinem Ektoderm enthielt, hintereinander gelegen, dergestalt, dass nur die eine von ihnen, nämlich die von Rechtswegen dazu bestimmte, mit den Zellen des Ektoderms in Berührung stand. Jetzt aber lagen die nunmehr vierzelligen Gruppen nebeneinander, und beide berührten das Ektoderm. — Es war klar, dass unter so veränderten Umständen die Gegenwart der überzähligen Blastomere den Ablauf der Entwickelung weit tiefer, als ich früher dachte, beeinflussen musste.

Während der nächsten Tage entwickelte sich der ektodermale Bezirk zu einem Aggregate heller Furchungskugeln, das immer kleinzelliger wurde und einen wachsenden Hohlraum gewann, bis schliesslich eine dünnwandige, ringsum halsförmig abgesetzte Blase zur Ausbildung kam (Fig. 58 bis 61). Es war dies dieselbe Art, in der das Ektoderm der T-Riesen vom ersten Typus sich zu entfalten pflegt. Unser Zwilling war also zum T-Riesen geworden, nicht etwa, wie die andern, weil er die Orientierung im Stadium IV versäumt hätte, sondern weil die fremden Zellen, die sich mit seinem Entomesoderm verklebt hatten, ihn nachträglich hinderten, die typische Lagebeziehung zwischen seinen beiden Hälften herzustellen.

Inzwischen war innerhalb der dotterreichen Region infolge neuerlicher Zellverschiebung das reihenweise Arrangement verloren gegangen. Als dann die Klüftung auch hier von Stufe zu Stufe weiter schritt, drängten sich die Elemente zu einer einzigen geschlossenen Masse zusammen, die etwa die Form einer kurzen Walze besass und nur am kaudalen Ende — d. h. im Gebiete der Schwanzzelle — eine geringe Erweiterung zeigte (Fig. 59, 60). Aber von irgend einer Duplizität der Entwickelungsweise, wie ich sie eigentlich erwartet hatte, etwa von einer längsverlaufenden Einschnürung oder sonstigen Demarkation, die das Gebiet der beiden homodynamen Gruppen voneinander geschieden hätte, — keine Spur. Das Ganze war vielmehr solid und von glatten Umrissen, als wenn das alles rechtmässig zusammengehörte; — und mir dämmerte eine Ahnung auf, was für ein seltsames Produkt hier im Entstehen war.

Am sechzehnten Beobachtungstage hatte der „Embryo“ folgende Form und Bildung erreicht (Fig. 61): Der hintere Abschnitt des Leibes war noch immer walzenförmig gestreckt. Aber er bestand nicht mehr, wie früher, aus einer gleichartigen Masse dunkelkörniger Zellen, sondern die peripherste Schicht war lichter geworden. Besonders am Hinterende überzog ein deutlich abgesetzter, aber unregelmässiger heller Saum die dunkle Innenmasse, — genau so, wie in der normalen Entwickelung der dotterreiche Komplex der inneren Organanlagen rückwärts vom „sekundären Ektoderm“ umkleidet wird. Das ansehnliche, auf den vorderen Bereich des Körpers beschränkte Blastocoel war leer. Und so würde denn die Ähnlichkeit des Ganzen mit einem Riesen vom I. Typus eine weitgehende gewesen sein, wenn eben nicht inbezug auf die Grösse zwischen dem doppelwertigen hinteren Abschnitte des Körpers und der ektodermalen Blase ein so handgreifliches Missverhältnis bestanden hätte.

Dieser sechzehnte Tag war, wie ich schon erwähnt habe, der Todestag meines Dreifachriesen. Ich hatte im Aussehen seiner Zellsubstanz mir nur zu wohl bekannte Anzeichen einer beginnenden Degeneration bemerkt und entschloss mich, ehe grösserer Schaden entstehen mochte, ihn unverweilt zu konservieren und zu färben. Wirklich war das Präparat, das ich erhielt, soweit die feinere Struktur des Chromatins — besonders auch der Richtungskörper — in Frage kam, nicht mehr tadelfrei. Aber die Zellgrenzen traten vollkommen scharf hervor, und da auch die Form der Kerne und die Plasmabeschaffenheit offenbar kaum gelitten hatten, so war das gefärbte Objekt immerhin geeignet, auf die vorausgegangenen Entwickelungsprozesse so viel Licht zu werfen, als man bei einer derartig monströsen Bildung erwarten darf.

An dem seltsamen Gebilde (Tafel V, Fig. 62 und 63; Fig. 64 stellt einen stärker vergrösserten optischen Durchschnitt dar) fällt zunächst die ektodermale Blase ins Auge; sie ist tiefrot gefärbt, einschichtig und sitzt mit ihrer weiten Öffnung gleich einer hohen, etwas schiefgezogenen Mütze über dem Vorderende der kompakten Leibesmasse. Wie aus der Beschaffenheit der Kerne hervorgeht, befindet sich das Ektoderm in einer Ruheperiode, und da die Zahl seiner Zellen sicher sehr viel mehr als 64 beträgt, so ist anzunehmen, dass der gesamte Familienbestand auf 128 Glieder gekommen war. Die Grenze des Ektoderms war gegen den Rumpf hin nicht überall scharf markiert; sondern stellenweise schien die dunkle, aus rundlichen Elementen erbaute Epithelschicht kontinuierlich in eine superfizielle Lage flacherer und hellerer Zellen überzugehen. Es liegt darin nichts programmwidriges; denn, wie die Arbeit von H. Müller zeigen wird, ist in der That das primäre Ektoderm älterer Embryonen in analoger Weise an der Bildung der hellen Oberflächenschicht beteiligt.

Gleichsam den Kern des walzenförmigen Rumpfabschnittes bildete ein Aggregat von sechzehn ziemlich grossen Furchungszellen (Fig. 64, E), das ringsum von kleineren und meist auch flacheren Elementen schalenartig überzogen wurde, an einer beschränkten Stelle jedoch unbedeckt zu Tage trat. Es war leicht, in dieser Gruppe von Blastomeren mit ihrer kaum gefärbten, eigentümlich homogenen Plasmasubstanz, den relativ kleinen Kernen, ferner nach ihrer ganzen Lage und dem Umstande, dass eben diese Zellen bei Lebzeiten des Embryo bis zuletzt mit dunklem Dotter beladen waren, das Entoderm zu erkennen. Auffallend war nur die grosse Zahl dieser Zellen. Normalerweise beträgt auf einem Stadium, das dem unsrigen entspricht, die Zahl der Darmzellen nicht sechzehn, sondern nur acht, und geht erst zu einer viel späteren Zeit zur sechzehnzelligen Stufe über. Wenn man aber, um das Plus zu erklären, etwa eine verfrühte Klüftung bei unserem Riesen annehmen wollte, so liesse das wiederum die Grösse der Zellen nicht zu. Denn jede von den sechzehn Zellen besass einen Umfang, wie er, mit dem Ektoderm verglichen, auf der achtzelligen Stufe für sie passend gewesen wäre. So lag es denn auf der Hand, dass unser Embryo in der That mit einem doppelten Bestande von Darmzellen gesegnet war, — entsprechend der doppelten Abstammung des seinen Rumpf bildenden Zellmaterials. Und beide Portionen von Entoderm hatten sich zu einem einheitlichen Komplex, einer einzigen Darmanlage zusammengeschlossen.

Dort, wo der Rand der ektodermalen Blase sich an die Hauptmasse des Körpers schmiegte, lag in der Tiefe ein Nest von einigen dreissig dunkleren Zellen, zum Teil zwischen den Darm und seine Umhüllung eingezwängt, zum Teil bildeten sie mit abgerundeten Oberflächen, nach Art eines holperigen Pflasters, den Boden der Furchungshöhle. Von dieser Abteilung fiel eine

mittlere Gruppe (Fig. 64, St?) durch die Kleinheit ihrer Elemente und durch besondere Färbung auf, und da sie zugleich in ihrer ganzen Anordnung eine engere Beziehung zum Darm erkennen liess, so schien mir ihre Deutung als Anlage des Stomatodäums — dann aber wiederum eines doppelzelligen — nicht allzu gewagt.

Was von der Abteilung noch übrig blieb, glich nach Plasmabeschaffenheit und relativer Grösse, ganz besonders aber nach Form und Lagerung seiner Elemente, so sehr den mesodermalen Zellen der typischen Ontogenese (Fig. 64, Mes?), dass ich über ihre Zugehörigkeit nicht lange im Zweifel war. Und auch in dieser Gruppe der gleiche embarras de richesse. An einer Seite schienen sogar zwei echte „Mesodermstreifen", ganz mit der typisch abgeplatteten Zellenform, nebeneinander zwischen Darm und Haut ihre Stelle gefunden zu haben.

Nun zeigte sich, wie ich schon erwähnte, die rundliche Masse des Entoderms fast allseitig von einer Schicht anders geformter Blastomere umhüllt. Von diesen waren viele so platt, hell und kleinkernig, wie in der normalen Entwickelung die Zellen des sekundären Ektoderms, jenes Derivates der unteren Zellfamilie, das nach Boveris Entdeckung am Aufbau der Körperhaut in hohem Masse beteiligt ist. Nur an dem abgestumpften Hinterende des Embryo war die Bildung der Körperbedeckung eine andere und recht überraschende. Hier fand ich die Zellen doppeltgeschichtet, die innere Lage platt und mit der allgemeinen Hautschicht in natürlichem Zusammenhang, die äussere, mehr hochzellige, wie unvermittelt darüber gesetzt (Fig. 64). Und diese beiden Schichten waren durch eine so ungemein scharf markierte Grenze von einander getrennt — ich weiss nicht, war es ein Zwischenraum oder eine besondere homogene Membran, — dass mir nichts anderes übrig blieb, als vorläufig anzunehmen, dass hier zwei homodyname Zellfamilien, beide in gleicher Weise und an gleichem Ort zur Lieferung einer einschichtigen Hautfläche bestimmt — sich übereinander entwickelt hatten.

Von ganz besonderem Interesse aber war die Frage nach dem Verhalten der beiderseitigen Geschlechtsanlagen. An der nach oben gekehrten Seite des Embryo, dem Hinterende genähert, lagen dicht zusammen zwei grosse Furchungszellen, die grössten des Komplexes, zugleich die einzigen, deren hoher Chromatingehalt ihre nicht-somatische Natur erkennen liess (Fig. 62); und beide standen in transversaler Mitose. Dass in diesen zwei Blastomeren zwei Urgeschlechtszellen zu erblicken seien, jede im Begriff, durch eine letzte Teilung der definitiven, typisch zweizelligen Genitalanlage ihres Ressorts den Ursprung zu geben, lag nahe, und es wäre sehr hübsch gewesen, wenn die beiden durch tadellose Erhaltung ihres inneren Baues geglänzt und etwa ohne weiteres die Zählung ihrer Chromosomen gestattet hätten. Leider schienen gerade sie besonders frühe der Degeneration verfallen zu sein: bei seitlicher Betrachtung liessen ihre dicken, wie verquollenen Äquatorialplatten überhaupt keine Analyse zu. Schliesslich gelang es mir doch, das gammaförmige winzige Riesenei in einem Tropfen Glycerin vorübergehend in eine solche Stellung zu bringen, dass ich die Flächen der beiden Kernplatten — durch mehrere Lagen von Embryonalzellen hindurchschimmernd — zu Gesichte bekam. Dabei erwies sich in der That die eine der Blastomere als unzweifelhafte Keimbahnzelle mit der überraschend geringen Zahl von drei Chromosomen. In der zweiten sah ich den Raum der Platte gleichmässig von einer krümeligen Masse zerfallenen Chromatins erfüllt, an der ich freilich keine deutlichen Umrisse von Keimbahnschleifen erkennen konnte; aber ebenso wenig — und das ist besonders wichtig — fand ich die geringste Spur jener klumpenweisen Verdichtung in der Peripherie, die für die Diminutionsteilung der Ursomazellen immer

bezeichnend ist. Im ganzen war deshalb die Herkunft dieser halbzersetzten Platte von einer Keimbahnmitose an sich wahrscheinlicher. Und wenn man nun bedenkt, dass das Vorhandensein einer doppelten Keimbahn nach allem übrigen überhaupt kaum in Frage stand und es sich hier nur darum handelte, die zugehörigen Zellen aufzufinden, so darf man, meine ich, ruhig behaupten, dass unsere beiden grossen, nicht somatischen Furchungskugeln wirklich die gesuchten zwei Urgenitalzellen waren. — Höchstens ein Umstand scheint dieser Deutung hinderlich: Wir nehmen hier an, dass die Urkeimzellen (P_4) beider Zwillingsindividuen in ihrer letzten, die definitive Geschlechtsanlage liefernden Teilung begriffen sind. Dieser Vorgang sollte jedoch, nach dem gleichzeitigen Zustande des verwandten Zellmaterials oder gar des Ektoderms zu schliessen, längst beendigt sein. Es ist aber leicht zu sehen, dass unser Embryo inbezug auf das Altersverhältnis der einzelnen Gruppen überhaupt ein atypisches Gepräge trägt, und auch begreiflich, ist er doch im Zustande des Absterbens getötet worden. So erklärt sich auch die rhythmische Verfehlung der Urgeschlechtszellen zwanglos als Ausdruck einer ungleichmässig vorgeschrittenen Degeneration. — Wir halten also an unserer Deutung fest und konstatieren nun, dass auch in diesem Falle geschehen war, was das Verhalten der übrigen homodynamen Abteilungen erwarten liess: die Urgeschlechtszellen beider Zwillinge hatten sich zu einer Gruppe zusammengefunden.

So erbrachte denn die Untersuchung des gefärbten Präparates einen, wie ich glaube, klaren und zwingenden Beweis für dasjenige, was ich bei Lebzeiten des Riesen nur sehr widerstrebend aus dem äusseren Anschein geschlossen hatte. Es war in der That ein einheitlicher Embryo, — aus einer vorderen und zwei hinteren Hälften ein morphologisches Individuum gebildet worden. Die Nachkommenschaft des fremden, überschüssigen Zellenpaares hatte sich nicht, wie ich zu allererst dachte, als ein verkrüppelter „Parasit“ dem diesseitigen Individuum angehängt, sondern sie war mit allen ihren Zweigen so innig in den Stammbaum der gleichwertigen aber heimatsberechtigten Zellfamilie hineingewachsen, dass auf den ersten Blick der ganze Überschuss wie verschwunden war, und jedes Merkmal fehlte, die Herkunft der Blastomere von dieser oder jener Seite im einzelnen nachzuweisen. Beide Gruppen hatten verbündet ein Embryonalgebilde aufgebaut, das die Derivate der „unteren“ Zellfamilie in doppelter Blastomerenzahl, aber je nach den Kategorieen vereinigt und in einer gegenseitigen Lage enthielt, die von der typischen nicht stärker, als es bei T-Riesen gebräuchlich ist, verschieden war.

Tafel I.

Entwickelung eines T-Riesen vom ersten Typus.

Fig. 1—11 nach dem Leben; die Farben in Fig. 1 bis 8 sind nach Boveri (1899) schematisch eingetragen. Von der Schale ist nur der innere Kontur gezeichnet, Richtungskörper weggelassen.

Fig. 1. *Zweiter Tag* nach Eintritt der ersten Teilung. Von rechts gesehen. Der Embryo besteht aus 2 Zellen des primären Ektoderms A und B (gelb), der Urzelle des Schlundes, Mesoderms und Darmes EMSt (blau) und der Keimbahnzelle P2 (weiss). Der von EMSt und P2 gebildete T-Stamm ist kaudalwärts geneigt, beide Blastomere stark gestreckt.

Fig. 2. *Dritter Tag.* Von rechts. Das primäre Ektoderm hat sich geteilt in a und α, b und β. EMSt zur Teilung abgerundet. P2 hat sich geteilt in die Keimbahnzelle P3 und die Schwanzzelle C (rot). P3 ist gestreckt und kaudalwärts eingekrümmt.

Fig. 3. Von rechts. Die Ektodermzellen plattgedrückt. EMSt ist geteilt in die Urzelle des Schlundes und Mesoderms MSt (dunkelblau) und die Urdarmzelle E (hellblau).

Fig. 4. *Vierter Tag.* Von rechts. Die Ektodermzellen haben sich verschoben und abgerundet. Die Schwanzzelle ist in Berührung mit der Urdarmzelle getreten.

Fig. 5. Von rechts. Ektoderm in Teilung. P3 hat sich transversal geteilt in die Urgeschlechtszelle P4 (weiss) und die Bauchzelle D (braun). Die Schwanzzelle befindet sich in medialer Teilung.

Fig. 6. Von der Kaudalseite gesehen. Ektoderm 8zellig. Die Schwanzzelle ist geteilt in γ und c.

Fig. 7. Schräg von der Vorderseite. Die Urdarmzelle in transversaler Teilung, EMSt (dunkelblau) teilt sich in einer dazu senkrechten Richtung.

Fig. 8. *Fünfter Tag.* Von der Vorderseite. Ektoderm in Teilung. Die Zellen EI, EII, P4, D, c und γ sind regelmässig-rechtwinkelig aneinander gefügt. Die Abkömmlinge von MSt: $\mu\sigma\tau$ und mst haben sich nach ihrer Entstehung schräg verschoben.

Fig. 9. Das primäre Ektoderm umschliesst eine „Furchungshöhle".

Fig. 10. *Sechster Tag.* Die helle Ektodermmasse ist epithelial geordnet und gegen die kompakte dotterhaltige Ventralgruppe deutlich abgesetzt.

Fig. 11. *Achter Tag.* Verkrümmung innerhalb der ventralen Abteilung.

Fig. 12. Etwas stärker vergrössert. Mit Alkohol-Essigsäure konserviert und in Säure-Karmin gefärbt. Glyzerinpräparat.

Tafel II.

Fig. 13, 15, 17 und 18 T-Riesen des ersten Typus, nach konservierten und gefärbten Präparaten; ohne Schale und Richtungskörper. — Fig. 14, 16, 19 sind Ideal-Schemata, die veranschaulichen sollen, wie jeder T-Riese durch Umlagerung seiner Blastomere im Sinne der typischen Vorschrift in einen vollkommen normalen Embryo verwandelt werden könnte.

Fig. 13. T-Riese von 7 Blastomeren, die unterste in Teilung.

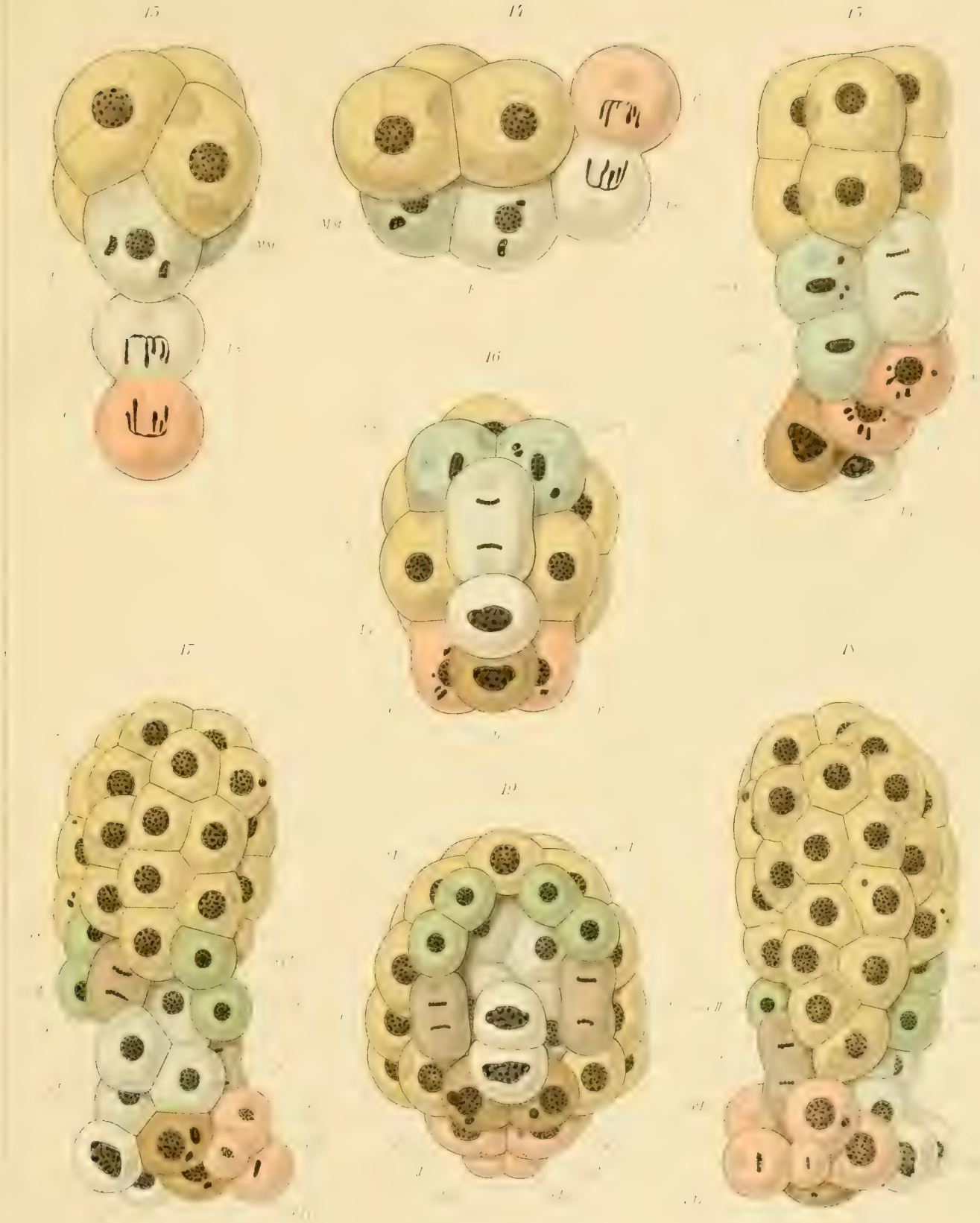
Fig. 14. Die gleichen Zellen in typischer Anordnung.

Fig. 15. T-Riese von 15 Blastomeren.

Fig. 16. Derselbe in typischer Anordnung.

Fig. 17 und 18. T-Riese von 52 Blastomeren, in zwei um 180° gegeneinander verdrehten Ansichten.

Fig. 19. Derselbe in typischer Anordnung.



Tafel III.

Entwickelung eines T-Riesen vom zweiten Typus.

Nach dem Leben. Die Farben sind nach Boveri schematisch eingetragen. Von der Schale nur die innere Begrenzung gezeichnet. Ohne Richtungskörper.

Fig. 20. *Zweiter Tag* nach Eintritt der ersten Teilung. Von links gesehen. Vierzellig-T-förmiges Stadium. Die Zelle P2 schwach nach der Kaudalseite geneigt. EMSt und P2 sind gestreckt und lassen eine scharfe Sonderung in dotterhaltige und dotterfreie Bezirke erkennen.

Fig. 21. Gegenseitige Schiefstellung der Zellenpaare A B und EMSt—P2 auf ihrem Höhepunkte. EMSt (blau) ist nach links vorn buckelartig vorgewölbt.

Fig. 22. Ruhestadium in T-Form. EMSt ist zwar gerundet, trägt aber noch die Vorwölbung nach links vorn. P2 (weiss) zeigt entsprechend ein wenig nach rechts hinten.

Fig. 23. Alle Kerne deutlich. Vorübergehende Formveränderungen von EMSt und P2.

Fig. 24. Beginn neuer Mitosen.

Fig. 25. Die Ektodermzellen A und B (gelb) haben sich in der Medianebene geteilt; es sind entstanden α und β links, a und b rechts.

Fig. 26. Die Ektodermzellen verschieben sich zum Rhombus, die rechts gelegenen mehr kaudalwärts.

Fig. 27. EMSt hat sich so geteilt, dass die Spindel ungefähr horizontal lag und von links vorn nach rechts hinten zeigte; es sind entstanden die Urzelle des Schlund-Mesoderms MSt (dunkelblau) und die Urdarmzelle E (hellblau). P2 ist geteilt in die Keimbahnzelle P3 (weiss) und die Schwanzzelle C (rot). E berührt P3.

Fig. 28. Das Ei ist um 180° gedreht. Die Ventralgruppe etwas gestreckter.

Fig. 29. Der Embryo hat sich von selbst noch ein wenig gedreht. Die Ventralgruppe ist vollkommen zu einer geraden Säule ausgerichtet; Alle ihre Zellen, besonders P3, haben sich in die Länge gestreckt.

Fig. 30. *Dritter Tag.* Der Embryo hat seine Lage über Nacht erheblich verändert; man sieht jetzt gerade auf die Ebene des ektodermalen Rhombus. Das kaudale Ende der Ventralgruppe ist nach dem Rücken zu emporgebogen und zugleich nach links verkrümmt. Alle Zellen der Gruppe sind verkürzt. Die Schwanzzelle liegt dicht hinter der Ektodermzelle b.

Fig. 31. Die Ektodermzelle b geteilt in bI rechts und bII links.

Fig. 32. Vom Rücken. Teilung der übrigen Ektodermzellen. Die Schwanzzelle hat sich in den bereits tiefen Einschnitt zwischen bI und bII eingefügt.

Fig. 33. Von rechts. bI und bII sind völlig getrennt; zwischen ihnen ist die Schwanzzelle mit einer von β stammenden Ektodermzelle in Kontakt getreten. Die Furchungshöhle tritt auf.

Fig. 34. Dasselbe Stadium von der Bauchseite. Die drei hinteren Zellen der Ventralgruppe haben sich geradlinig ausgerichtet: MSt ist noch nach links verschoben.

Fig. 35. Dasselbe Stadium von links.

Fig. 36. Von links. Teilung von MSt; die Abkömmlinge, mst und $\mu\sigma\tau$, liegen dorsiventral übereinander.

Fig. 37. *Vierter Tag.* Das Ektoderm hat sich auf 16 Zellen vermehrt. Die 3 übrigen Blastomere der Ventralgruppe sind in typischer Richtung geteilt; EI und EII sind aus E, P4 und die Bauchzelle D (braun) aus P3 durch transversale, c und γ aus C durch mediale Teilung hervorgegangen. mst und $\mu\sigma\tau$ haben sich vorn und links an die Ventralgruppe angeschmiegt und mandelförmige Gestalt angenommen.

Fig. 38. Dasselbe Stadium von der Bauchseite.

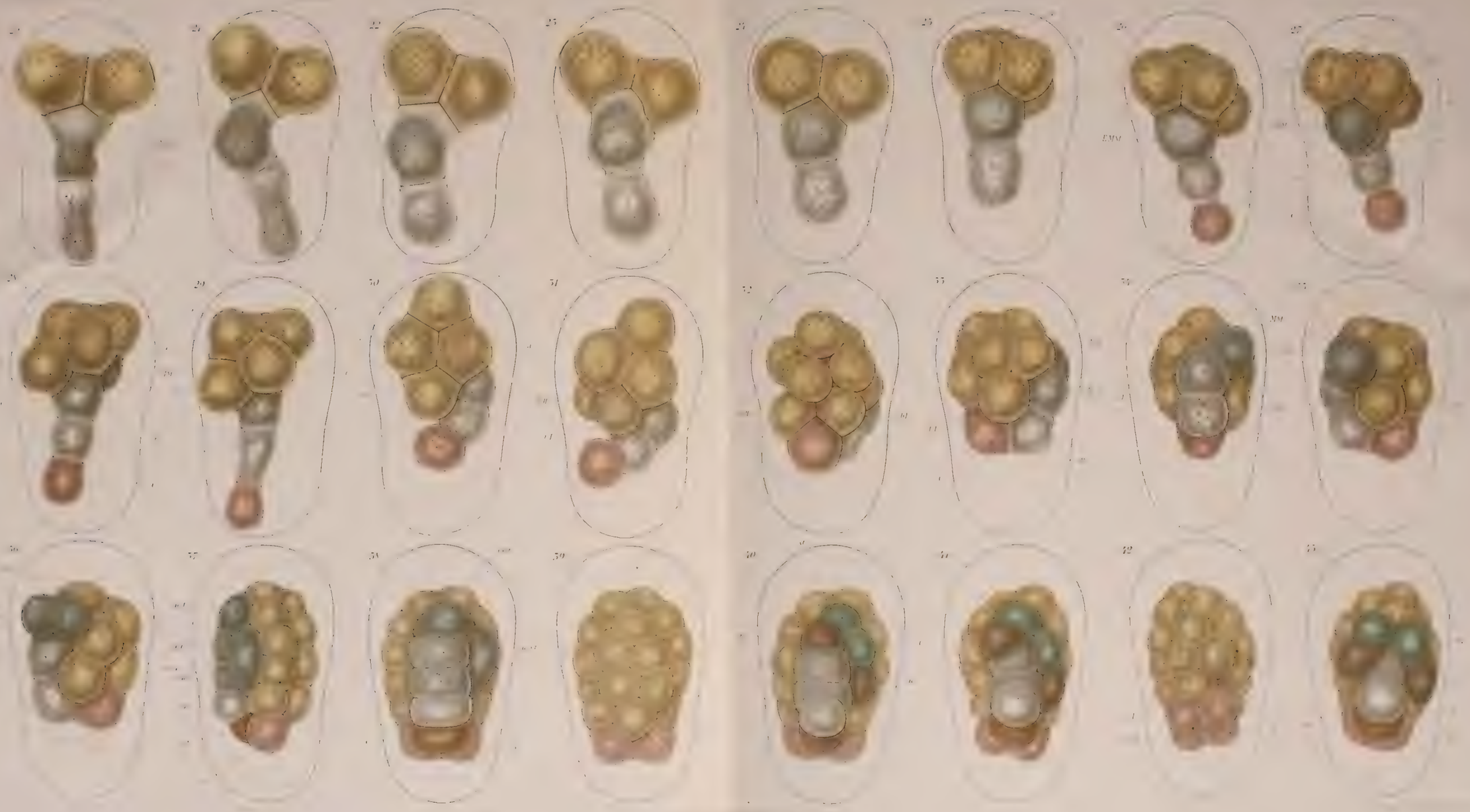
Fig. 39. Dasselbe Stadium von der Rückenseite. Die Anordnung des Ektoderms ist atypisch; darin rechts hinten eine Lücke.

Fig. 40. Von der Bauchseite. mst und $\mu\sigma\tau$ sind geteilt; jede hat geliefert eine Urschlundzelle (st und $\sigma\tau$, grün) und eine Urmesodermzelle (m und μ, violett).

Fig. 41. Bauchseite. Ektoderm in Teilung. Die Darmanlage EI und EII beginnt zu versinken. Die Schlund-Mesodermzellen einerseits und die 6 hinteren Zellen der Ventralgruppe haben sich derartig verschoben, dass die Herstellung der typischen Lage aller Ventralzellen angebahnt wird.

Fig. 42. Dasselbe Stadium vom Rücken. Rechts hinten im Ektoderm eine Lücke.

Fig. 43. *Fünfter Tag.* Bauchseite. Darmanlage in der Tiefe geteilt. Vollkommen normale gegenseitige Lage aller 14 Ventralzellen.



Tafel IV.

Entwickelung eines Dreifachzwillings.

Nach dem Leben. Von der Schale nur die innere Begrenzung eingezeichnet, Richtungskörper weggelassen. Alle Figuren in gleicher Stellung

Fig. 44. *Erster Tag.* Der Plasmaleib liegt der Schale dicht an. Die Kerne und Dotterkörnchen sind in zwei Gruppen gesondert.

Fig. 45. *Zweiter Tag.* Das Plasma beginnt sich von der Schale zurückzuziehen. Umlagerung der Kerne, der unterste ist gegen den Engpass zu emporgerückt.

Fig. 46. *Dritter Tag.* Alle Kerne vergrössert; der unterste sitzt im Engpass fest, einer der oberen nähert sich ihm und tritt später zu ihm hinüber.

Fig. 47. Wiederum zwei weit getrennte Kerngruppen.

Fig. 48. Es haben sich zwei Spindeln gebildet, die untere mitten im Engpass. Dazwischen dichte Ansammlung von Dotterkörnchen.

Fig. 49. *Vierter Tag.* Über Nacht sind drei Durchschnürungen erfolgt: an den Stellen, wo die beiden Kernspindeln lagen, und in der Mitte zwischen ihnen. Das Produkt ist als Zwilling aufzufassen; ein horizontales und ein senkrechtes Individuum sind mit ihren dotterhaltigen „Ventralzellen“ ($=P_1$) zusammengefügt.

Fig. 50. Ruheform aller Zellen.

Fig. 51. *Fünfter Tag.* Beide Zellen des senkrechten Individuums in Teilung.

Fig. 52—54. Durchschnürung dieser Zellen und Lageveränderung des isolierten ektodermalen Paares. Das Ektoderm des horizontalen Individuums geteilt.

Fig. 55. Die Zellen des isolierten Ektoderms in Ruheform. Ventrale Zelle des horizontalen Individuums geteilt.

Fig. 56. *Sechster Tag.* Isoliertes Ektoderm in Teilung. Das des oberen Individuums vierzellig.

Fig. 57. *Siebenter Tag.* Ektoderm oben und unten vierzellig. Die beiden Ventralgruppen sind auf zusammen 8 Zellen vermehrt, wovon 4 eine schnurgerade Reihe bilden.

Fig. 58. *Neunter Tag.* Ektoderm unten achtzellig, oben beim Übergang zur sechzehnzelligen Stufe. Weitere Teilung in den Ventralgruppen.

Fig. 59. *Elfter Tag.* Ektoderm oben und unten sechzehnzellig. Die Furchungshöhlen sind aufgetreten. Die Ventralgruppen bilden gemeinsam eine kompakte Masse.

Fig. 60. *Dreizehnter Tag.* Links am horizontalen Komplex treten hellere Zellen auf (sekundäres Ektoderm).

Fig. 61. *Sechzehnter Tag.* Kurz vor der Abtötung.

Tafel V.

Nach konservierten Präparaten (Alkohol-Essigsäure; Säurekarmin; Glyzerin).

Fig. 62. Der auf Tafel IV, Fig. 61 dargestellte Dreifachzwilling in konserviertem Zustand, stärker vergrössert. Rk′, die drei getrennten ersten Richtungskörper.

Fig. 63. Derselbe um 180° gedreht. Rk″, die zweiten Richtungskörper, zwei davon verschmolzen.

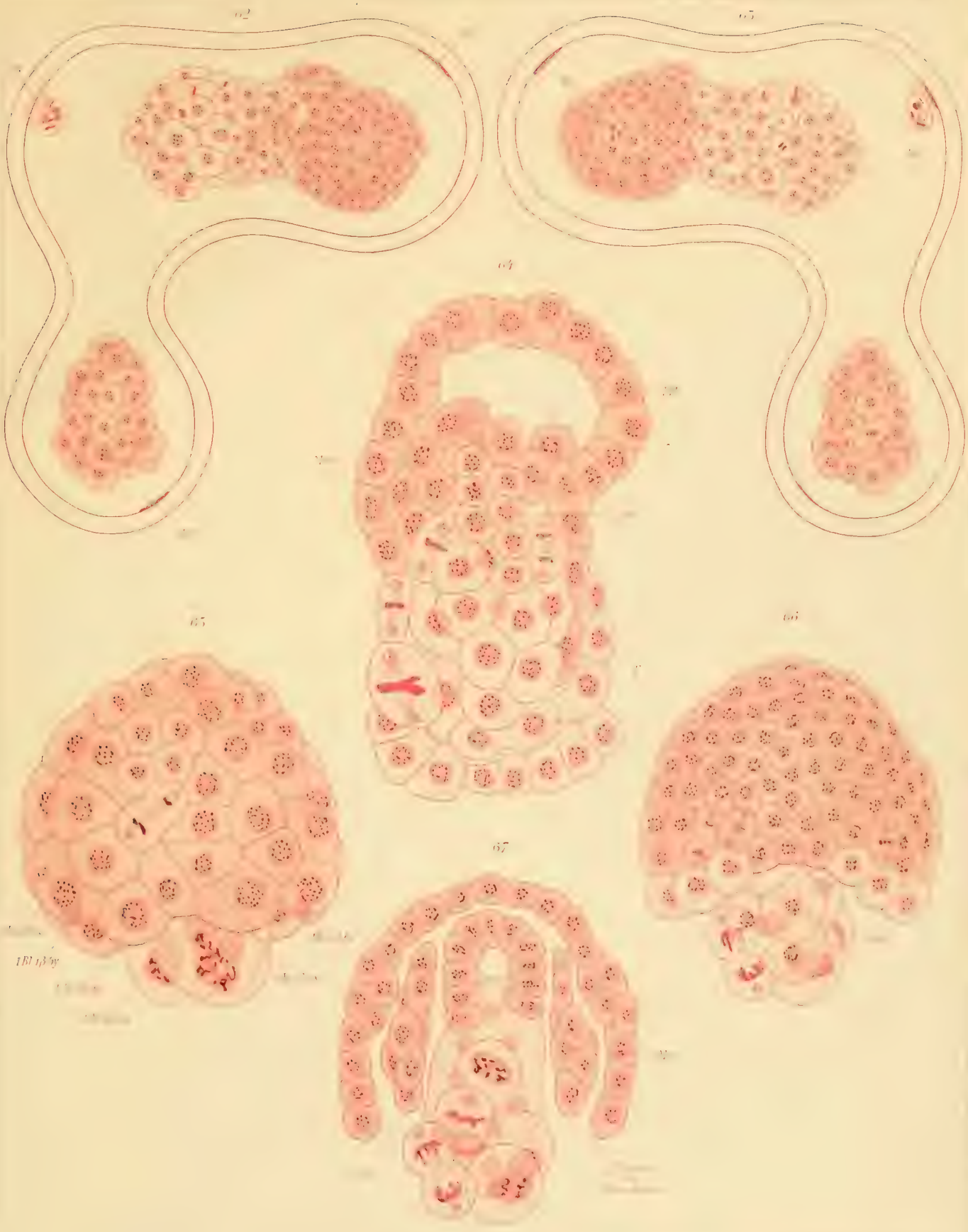
Fig. 64. Der obere Komplex in derselben Ansicht, wie Fig. 62, im optischen Schnitt, noch stärker vergrössert. E einige Zellen der sechzehnzelligen Darmanlage. St?, vielleicht zum Schlunde gehörig; Mes?, wahrscheinlich Mesoderm. Von den beiden Keimbahnzellen ist die eine sichtbar.

Fig. 65 bis 67. Darstellungen von Embryonen normaler Grösse, bei denen die Ventralgruppe starke Entwickelungsstörungen aufweist, das Ektoderm aber sich typisch fortentwickelt hat.

Fig. 65. Vom Rücken. Die Schwanzzellengruppe ist zurückgeblieben und enthält Kerne vom Keimbahntypus. Das Ektoderm befindet sich im Übergang von 64 zu 128 Zellen. Man erkennt, dass die ektodermalen „Gross-“ und „Kleinzellen“ (sämtlich mit ihren Formeln nach zur Strassen, 96a, bezeichnet) typisch gebildet worden waren und trotz der ganz abnormen Nachbarschaft sich typisch geordnet hatten.

Fig. 66. Ein höheres Stadium vom Rücken. Von der Ventralgruppe ist Schlund, Darm und Mesoderm typisch entwickelt, der Rest ist zurückgeblieben und zeigt keine Diminution. Die Ektodermhaube ist durchaus normal geformt, obwohl ihr Hinterrand frei über die viel zu schmale Schwanzgruppe hinausragt. Hier im Hinterrande des primären Ektoderms liegen beiderseits grosse, helle Zellen, wodurch meine frühere Ansicht, dass nur das sekundäre Ektoderm helle Rückenzellen liefere, widerlegt wird. Genaueres darüber wird die Arbeit Müllers enthalten.

Fig. 67. Derselbe Embryo im optischen Schnitt, tief eingestellt. Die Furchungshöhle steht nach rückwärts zwischen Ventralgruppe und Ektodermrand offen.


62
63
64
65
66
67

Verzeichnis der bisher erschienenen Hefte der Zoologica:

Heft 1. **Chun**, C., Die pelagische Thierwelt in grösseren Meerestiefen und ihre Beziehungen zu der Oberflächenfauna. Mit 5 farb. Doppeltafeln. 1888. 20,—.

„ 2. **Strubell**, Ad., Untersuchungen über den Bau und die Entwicklung des Rübennematoden Heterodera Schachtii Schmidt. Mit 2 z. T. farb. Tafeln. 1888. 10,—.

„ 3. **Vanhöffen**, E., Untersuchungen üb. semäostome u. rhizostome Medusen. M. 6 farb. Taf. u. 1 Karte. 1889. 24,—.

„ 4. **Heckert**, G. A., Leucochloridium Paradoxum. Monograph. Darstellung der Entwicklungs- und Lebensgeschichte des Distomum macorostomum. Mit 4 z. T. farb. Tafeln. 1889. 20,—.

„ 5. **Schewiakoff**, W., Beiträge zur Kenntnis der holotrichen Ciliaten. Mit 7 farb. Tafeln. 1889. 32,—.

„ 6. **Braem**, Fr., Untersuchungen über die Bryozoen des süssen Wassers. Mit 15 z. T. farb. Tafeln und zahlr. Illustr. im Text. 1890. 80,—.

„ 7. **Kaiser**, Joh., Beiträge zur Kenntnis der Anatomie, Histologie und Entwicklungsgeschichte der Acantocephalen. 2 Teile. Mit 10 Doppeltafeln. 1891—92. 92,—.

„ 8. **Haase**, E., Untersuchungen über die Mimicry auf Grundlagen eines natürlichen Systems der Papilioniden. 2 Bände. Mit 14 farb. nach der Natur gezeichn. u. lithogr. Tafeln. 1891—1892. 90,—.

„ 9. **Herbst**, C., Beiträge zur Kenntnis der Chilopoden. Mit 5 Doppeltafeln. 1891. 24,—.

„ 10. **Leichmann**, G., Beiträge zur Naturgeschichte der Isopoden. Mit 8 Tafeln. 1891. 24,—.

„ 11. **Schmeil**, O., Deutschlands freilebende Süsswasser-Copepoden. I. Cyclopidae. Mit 8 z. T. farb. Tafeln und 3 Illustr. im Texte. 1892. 54,—.

„ 12. **Frenzel**, Joh., Untersuchungen über die mikroskopische Fauna Argentiniens. I. Die Protozoen. I. Lfg. 1—4. Mit 10 farb. Tafeln. 1892. 56,—.

„ 13. **Kohl**, C., Rudimentäre Wirbelthieraugen. I. Mit 9 farb. Doppeltafeln. 1892. 73,—.

„ 14. **Kohl**, C., Rudimentäre Wirbelthieraugen. II. Mit 6 farb. Doppeltafeln. 1893. 62,—.

„ 14 N. **Kohl**, C., Rudimentäre Wirbelthieraugen. Nachtrag. 1895. 12,—.

„ 15. **Schmeil**, O., Deutschlands freilebende Süsswasser-Copepoden. II. Harpacticidae. Mit 8 z. T. farb. Tafeln und Illustr. im Texte. 1893. 40,—.

„ 16. **Looss**, A., Die Distomen unserer Fische und Frösche. Neue Untersuchungen über Bau und Entwicklung des Distomenkörpers. Mit 9 farb. Doppeltafeln. 1894. 82,—.

„ 17. **Leche**, W., Zur Entwicklungsgeschichte des Zahnsystems der Säugethiere, zugleich ein Beitrag zur Stammesgeschichte dieser Thiergruppe. I. Ontogenie. Mit 19 Tafeln und 20 Textfiguren. 1895. 64,—.

„ 18. **Nagel**, W. A., Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs- und Geschmackssinn und ihre Organe mit einleitenden Betrachtungen aus der allgemeinen vergleichenden Sinnesphysiologie. Mit 7 z. T. farb. Tafeln. 1894. 42,—.

„ 19. **Chun**, C., Atlantis. Biologische Studien üb. pelagische Organismen. M. 12 Doppeltaf. u. 8 einf. Taf. 1896. 128,—.

„ 20. **Zoologische Ergebnisse** der v. d. Ges. f. Erdkunde in Berlin ausgesandten Grönlandsexpedition. 1) Dr. E. Vanhöffen: Untersuchungen üb. Arachnactis albida Sars. 2) Ders.: die grönländischen Ctenophoren. M. 1 Taf. 7,— 3) Dr. H. Lohmann: Die Appendikularien der Expedition. Mit 1 Tafel. 4) Prof. Dr. K. Brandt: Die Tintinnen. Mit 1 Tafel. Zusammen 12,—. 5) Dr. H. Lenz: grönländische Spinnen. Mit 9 Holzschnitten. 6) Dr. Kramer: grönländische Milben. M. 3 Holzschn. 7) Dr. Sommer: drei Grönländerschädel. M. 1 Taf. 9,—. 8) E. Rübsamen: Mycetophiliden etc. Mit 2 Tafeln. 9) W. Michaelsen: Grönländische Anneliden. 12,—.

„ 21. **Schmeil**, O., Deutschlands freilebende Süsswasser-Copepoden. III. Centropagidae. Mit 12 z. T. farb. Tafeln und Illustrationen im Text. 1896. 50,—.

„ 21 N. **Schmeil**, O., Deutschlands freilebende Süsswasser-Copepoden. Nachtrag zu den Familien der Cyclopiden und Centropagiden. Mit 2 Tafeln. 1898. 12,—.

„ 22. **Piersig**, R., Deutschlands Hydrachniden. Complet. Mit 51 z. T. farb. Tafeln. 132,—.

„ 23. **Braem**, F., Die geschlechtliche Entwicklung von Plumatella fungosa. Mit 8 Tafeln. 1897. 36,—.

„ 24. **Thiele**, J., Studien über pazifische Spongien. 2 Teile mit 13 Tafeln und 1 Holzschn. 1898. 48,—.

„ 25. **Stoller**, J. H., On the organs of respiration of the oniscidae. 1899. Mit 2 Tafeln. 7,—.

„ 26. **Wasmann**, E., S. J., Die psychischen Fähigkeiten der Ameisen. 1899. Mit 3 Tafeln. 16,—.

„ 27. **Pagenstecher**, C., Die Lepidopterenfauna des Bismarck-Archipels. I. Die Tagfalter. M. 2 col. Taf. 1899. 28,—.

„ 28. **Miltz**, O., Das Auge der Polyphemiden. Mit 4 color. Tafeln. 1899. 18,—.

„ 29. **Pagenstecher**, C., Die Lepidopterenfauna des Bismarck-Archipels. II. Die Nachtfalter. Mit 2 col. Taf. 1900. 38,—.

„ 30. **Müller**, G. W., Deutschlands Süsswasser-Ostracoden. Mit 21 Tafeln. 1900. 60,—.

„ 31. **Michaelsen**, W., Die holosomen Ascidien des magalhaensisch-südgeorgischen Gebietes. Mit 3 Taf. 1900. 24,—.

„ 32. **Handrick**, K., Z. Kenntn. d. Nervensystems u. d. Leuchtorgane v. Argyropelecus hemigymmus. M. 6 Taf. 1901. 28,—.

„ 33. **Heymons**, R., Die Entwickelungsgeschichte der Scolopender Mit 8 Tafeln, 1901. 52,—.

„ 34. **Woltereck**, R., Trochophora-Studien I. Mit 11 Tafeln und 25 Textfiguren. 1902. 40,—.

„ 35. **Bösenberg**, W., Die Spinnen Deutschlands. Mit 43 Tafeln. 1901/3. 95,—.

„ 36. **Stromer v. Reichenbach**, E., Die Wirbel der Land-Raubtiere, ihre Morphologie und systematische Bedeutung. Mit 5 Tafeln 1902. 48,—.

„ 37. **Leche**, W., Entwicklungsgesch. d. Zahnsystems d. Säugetiere. II. Phylogenie. H. 1: Erinaceida. M. 4 Taf. und 59 Textfig. 1902. 24,—.

„ 38. **Illig**, K. G., Duftorgane der männl. Schmetterlinge. Mit 5 Taf. 1902. 24,—.

„ 39. **Schaudinn**, F., Beitr. z. Entwickelungsgeschichte u. Anatomie d. Wirbeltiere I. II. III. m. 56 Taf. 1903. 80,—.

SMITHSONIAN INSTITUTION LIBRARIES
3 9088 00643 5150

Die Geschichte der T-Rissen von Ascaris
megalocephala als Grundlage zu einer Entwicklungs-
mechanik dieser Spezies, von Otto zur Strassen. Mit 8
Tafeln und 99 Textabbildungen (E. Nägele),

by Strassen, Otto L. zur